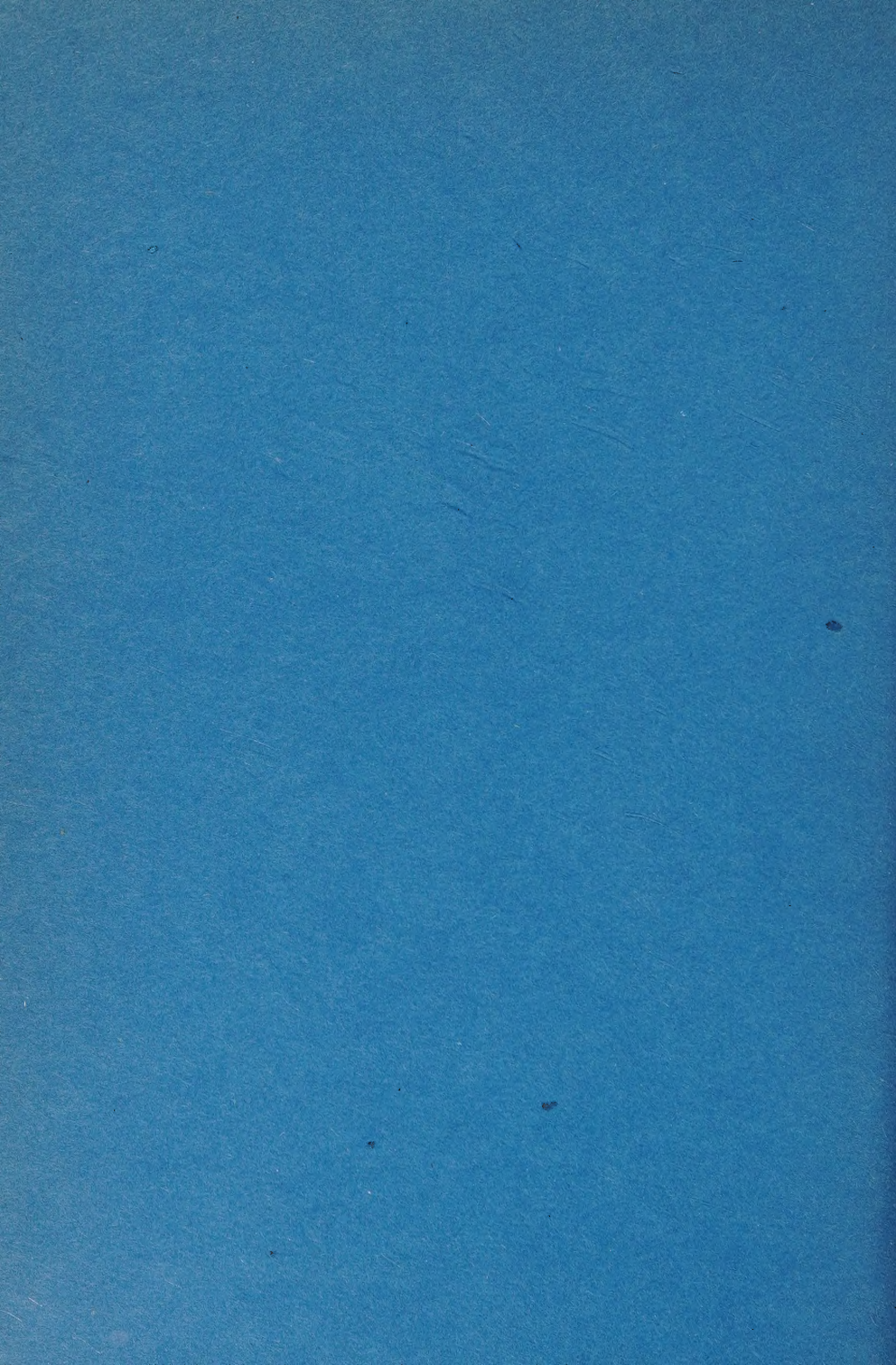


Chronische Ableitung von induced waves und
Einzelzellaktivität vom Bulbus olfactorius des
Zwergwelses *Ictalurus nebulosus* bei Reizung mit
Aminosäuren und pheromonhaltigem Duftwasser
von Artgenossen

Gerhard Willibald Wieser

1982



Chronische Ableitung von induced waves und Einzelzellaktivität vom Bulbus olfactorius des Zwergwelses *Ictalurus nebulosus* bei Reizung mit Aminosäuren und pheromonhaltigem Duftwasser von Artgenossen

Dissertation der Fakultät für Biologie
der Ludwigs-Maximilian-Universität
München

vorgelegt von
Gerhard Willibald Wieser
aus Dobl (Landkreis Passau)

Mai 1982



1. Berichterstatter: Prof. Dr. P. Bruckmoser
 2. Berichterstatter: Priv.-Doz. Dr. A. Raab
- Tag der mündlichen Prüfung: 20. Juli 1982

DISSERTATIONS - UND FOTODRUCK FRANK GmbH
8000 München 2, Gabelsbergerstraße 15, Tel. 2809090

Herrn Professor Dr. P. Bruckmoser danke ich für die Bereitstellung eines sehr gut ausgestatteten Arbeitsplatzes und für anregende Diskussionen.

Herrn H. Lysen bin ich für die Bereitstellung von Computerprogrammen, für die Einweisung in die Benützung des Computers und für viele hilfreiche Diskussionen besonders verbunden.

Meiner Frau, Dr. Rosmarie Wieser, möchte ich für die mathematische Auswertung, für die Ausarbeitung der elektronischen Schrittmotorsteuerung, für zahlreiche wertvolle Diskussionen und Ratschläge und nicht zuletzt für die Schreibarbeiten sehr herzlich danken.

Mein Dank gilt auch der Werkstatt des Zoologischen Instituts für jede freundliche Unterstützung und besonders Herrn Hein für die Anfertigung des Mehrwegehahnes.

Frau Alenka Kerin danke ich für die Herstellung von mikroskopischen Präparaten sowie für ihre Mithilfe bei Zeichen- und Fotoarbeiten.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft bin ich für die Bereitstellung von finanziellen Mitteln an Herrn Professor Dr. P. Bruckmoser für das Projekt Br 274/2 sehr dankbar.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

INHALTSVERZEICHNIS

Seite:

	Inhaltsverzeichnis	1
A	Einleitung	3
B	Methodik	5
B. 1.	Operation	5
B. 2.	Ableittechnik und Stimulation	6
B. 3.	Aufzeichnung und Verarbeitung der elektro- physiologischen Antworten auf Duftreizung	10
B. 3. a.	Signalaufzeichnung	10
B. 3. b.	Auswertung der induced waves	10
B. 3. c.	Auswertung von Spikemagnituden-Klassen	10
C	Ergebnisse	12
C. 1.	Induced waves vom Bulbus olfactorius	12
C. 1. a.	Örtliche Verteilung und Magnituden	12
C. 1. b.	Frequenzspektren	12
C. 1. c.	Frequenztrend	13
C. 1. d.	Einfluß der Durchtrennung des Tractus olfactorius auf die induced waves	15
C. 2.	Spikeantworten vom Bulbus olfactorius	15
C. 2. a.	Klassifizierung der Antworten auf Duftreizung	15
C. 2. b.	Abhängigkeit der Antwortmuster von der Reiz- qualität	17
C. 2. c.	Einfluß der Durchtrennung des Tractus olfactorius auf die Spikeaktivität	17
C. 3.	Beziehung zwischen den induced waves und den Aktionspotentialen	19
D	Diskussion	21
D. 1.	Von welchen Neuronen stammen die abgeleiteten Potentiale?	21
D. 2.	Spikeaktivität im Bulbus olfactorius auf Duft- reizung bei Fischen und Amphibien	21

D. 3.	Induced waves - Vorkommen bei Knochenfischen und adäquate Auswertung	23
D. 4.	Abhängigkeit der induced waves von der Kon- zentration und Qualität der Duftstoffe	28
D. 5.	Abhängigkeit der induced waves vom Geschlecht des Empfängertieres	30
D. 6.	Neuronale Grundlagen der induced waves	30
E	Zusammenfassung	34
F	Abkürzungen	36
G	Erläuterungen zu den Abbildungen	37
H	Abbildungen	41
I	Literaturverzeichnis	67
	Lebenslauf	72

A E I N L E I T U N G

Beim Zwergwels wird das Sozialverhalten hauptsächlich durch olfaktorische Signale geregelt. Pheromone werden wahrscheinlich mit dem Urin (Richards 1974) ausgeschieden und ermöglichen dem Zwergwels, seine Artgenossen sowohl individuell (Todd, Atema & Bardach 1967, Todd 1971, Bruckmoser, Krämer & Weihönig unveröffentl.) als auch nach seinem Geschlecht (Herbert & Atema 1977) und seiner sozialen Rangstufe (Todd, Atema & Bardach 1967, Todd 1971) zu unterscheiden.

Die Spikeaktivität der Neurone des Bulbus olfactorius, der ersten Verschaltstelle für olfaktorische Informationen, weist nach dem Duftreiz zeitliche Muster auf. Es zeigt sich immer mehr, daß eine Klassifizierung nach Erregung und Suppression nicht genügt, denn die Antwortmuster können sehr kompliziert sein (Zippel & Breipohl 1975, Meredith & Moulton 1978, R. Wieser 1979); es können rhythmische Oszillationen der Entladungsrate (Døving & Hyvärinen 1969) sowie rhythmische Burstaktivitäten auftreten (Døving & Hyvärinen 1969, MacLeod 1976, Satou & Ueda 1978, Meredith & Moulton 1978, R. Wieser 1979). Die neuronale Kodierung kann ortsabhängig sein: Gleiche Spikeaktivität an verschiedenen Orten von Bulbus bzw. Tractus olfactorius kann verschiedene Bedeutung haben (Verhaltensversuche von Døving & Selset 1980).

Die Aktivität von Neuronenpopulationen erzeugt die dem Electroencephalogramm (EEG) vergleichbaren induced waves. Wie das EEG sind die induced waves für viele Fragestellungen wichtig, die das Zusammenwirken von Neuronenpopulationen in Abhängigkeit von der Reizsituation betreffen. Allerdings bestehen große Interpretationsschwierigkeiten, da die Variabilität wie beim EEG sehr groß ist. Die Signifikanz von Untersuchungen ohne Mittelung ist nur sehr schwer zu beurteilen; Ergebnisse können überinterpretiert werden (Kudo, Satou, Kaji & Ueda 1972, Hara, Freese & Scott 1973, Kaji, Satou, Kudo, Ueda & Gorbman 1975). Als Voraussetzung für die Mittelung muß die Duftreizung mit einem Olfaktometer erfolgen. Außerdem sollte die Gehirnaktivität möglichst nicht durch

Anaesthetika beeinflußt werden. Daher wurden in der vorliegenden Arbeit 1. sorgfältige Mittelungen von Einzelreizantworten (induced waves und Spikeantworten) durchgeführt, 2. ein neues Olfaktometer zur präzisen Duftstimulation verwendet, 3. Spikes und induced waves simultan mit chronisch implantierter Elektrode abgeleitet, wobei erhebliche technische Schwierigkeiten gelöst werden mußten, 4. die Versuchstiere zur Ableitung nur unter leichter Muskellähmung gehalten und auf ein zentralnervös wirksames Betäubungsmittel verzichtet. In Übereinstimmung mit anderen Untersuchungen des Fischgehirns (Oshima & Gorbman 1966, Satou 1971 und 1974, Satou & Ueda 1978) zeigen unsere Befunde, daß vermutlich zwei Schwingkreise im Bulbus olfactorius existieren. Sie sind durch Reize und durch Efferenzen beeinflussbar, was sich an den induced waves und an der Spikeaktivität nachweisen läßt.

(Die Experimente wurden im September 1976 abgeschlossen. Die Literatur wurde bis 1981 berücksichtigt.)

B M E T H O D I K

B. 1. Operation. Als Versuchstiere wurden 41 geschlechtsreife Zwergwelse (*Ictalurus nebulosus*) mit einer Körperlänge von 17.5 - 23.5 cm verwendet. Sie wurden für die Operation in einer Lösung von MS 222 (Tricainmethansulfonat von Sandoz, 0.33 g pro 1 l Wasser) betäubt. Zur Stilllegung während der Ableitung wurden 0.25 mg Succinyl vitrum (Succinyl-bis-cholinchlorid, Fa. Kabi, Stockholm) intramusculär verabreicht. Bei 5 Versuchstieren war ein vollständiges Abklingen der Lähmung nach 12-18 Stunden zu beobachten. Bei den restlichen Versuchstieren hielt die leichte Lähmung 3-5 Tage an. Während der Operation wurden die Kiemen des Versuchstieres mit belüftetem Leitungswasser (Durchflußrate 4 ml/sec) durchströmt und das Tier bis auf das Operationsfeld mit feuchtem Filterpapier abgedeckt. Zur Fixierung der chronischen Ableitelektrode am Schädel des Versuchstieres wurde zu Beginn der Operation eine Schraube mit Mutter und Beilagscheibe implantiert. Dazu wurde in Augenhöhe der mediane Schädelknochen freigelegt und mit einem Cavitätenbohrer von etwa 2 mm Durchmesser bis zur Dura durchgefräst. Die entstehende Operationsöffnung wies einen Querschnitt von 4 mm und einen 2 mm breiten Schlitz auf, der 3 mm weit caudad führte. Eine Zylinderkopfschraube (M2/12 mm lang) aus Messing oder rostfreiem Stahl wurde mit dem Kopf nach unten in die Öffnung eingeführt. Um die vorderen Teile des Telencephalons nicht zu verletzen, wurde der Kopf der Schraube möglichst flach unter dem Schädeldach caudad bis zum Ende des Schlitzes geschoben und dort mit einem Tropfen Gewebekleber Histoacryl-L-blau (Fa. Braun, Melsungen) fixiert. Dieser Klebstoff hält auf nassem Gewebe absolut dicht und ist sehr gewebefreundlich. Er weist aber eine geringe lokale Toxizität auf, so daß ein direkter Kontakt mit Nervengewebe zu vermeiden ist (Rathert & Poser 1972). Beim Einsetzen der Schraube wurde besonders darauf geachtet, daß keine der beiden Arterien, die den Bulbus olfactorius versorgen und dorso-lateral unter dem Schädelknochen verlaufen, verletzt oder gequetscht wurden. Die verbliebene runde Schädelöffnung wurde mit einem Stückchen Cellophan mit Gewebekleber verschlossen. Auf die Schraube wurden zwei Beilagscheiben gesteckt und die

Mutter aufgebracht, aber noch nicht angezogen. Um die Ableitelektrode zwischen den beiden Beilagscheiben rutschfest und verletzungsfrei festklemmen zu können, wurden die Beilagscheiben mit Silikonkautschuk überzogen. Um die Entstehung elektrochemischer Spannungen zu verhüten, bestanden Beilagscheiben, Mutter und Schraube aus dem gleichen Metall. Zur Implantation der Ableitelektrode in den Bulbus olfactorius wurde ca. 5 mm median der Naseneinströmöffnung ein flacher Schnitt mit dem Skalpell bis in die Höhe der Nasenausströmöffnung geführt, danach zwischen Nasensack und Schädel in die Tiefe präpariert. Nachdem die Hälfte des Nasensackes abgelöst war, konnte der Schädelknochen mit einem stumpfen Cavitätenbohrer bis fast zum Bulbus olfactorius abgefräst werden. War der Knochen nur mehr so dünn, daß der Tractus bzw. Bulbus olfactorius durchschienen, wurde die Lage des Bohrloches korrigiert und durch das noch unverletzte obere Blatt der Dura eine unipolare Metallelektrode in den Bulbus eingestochen. Die Ableitelektrode wurde fixiert, wenn Spontanaktivität oder induced waves auf Duftreizung abgeleitet werden konnten. In einem kurzen Test wurde dazu über ein Schläuchlein von 1 mm Durchmesser Duftwasser in die Nasenöffnung des Fisches eingespritzt. Die Elektrode wurde am Knochen mit einem Tropfen Gewebekleber befestigt. Danach wurde die Verbindung zwischen Elektrode und Mikromanipulator mittels einer Abschmelzvorrichtung (Abb. 1) gelöst. Der Schaft der Elektrode wurde zum Schutz gegen mechanische Einwirkungen unter der Haut bis zwischen die Beilagscheiben verlegt und die Schnittwunde mit Gewebekleber zugeklebt. Die Mutter über den Beilagscheiben wurde vorsichtig angezogen. Der Goldstecker am Ende der ca. 30 cm langen Ableitelektrode, welcher die Verbindung zum Vorverstärker herstellte, wurde auf ein 1 x 1 x 0.3 cm großes Styroporklötzchen geklebt. So konnte der Anschluß in der Zeit zwischen den Experimenten trocken und ohne die Gefahr mechanischer Belastung vom Fisch im Becken umhergezogen werden.

B. 2. Ableittechnik und Stimulation. Ableitelektroden aus folgenden Drähten wurden getestet: 1. Teflonbeschichtete Drähte (Fa. Medwire, Leico Ind. inc., 250 West 57th Street, New York, N. Y. 10019): Stahldraht (112 μ m Außendurchmesser),

Silberdraht (112 μm Außendurchmesser), siebenfacher Silberdraht (300 μm Gesamtdurchmesser, Einzeldurchmesser der ebenfalls teflonisolierten Drähte 75 μm), 2. lackierte Drähte (Fa. Johnson Matthey metals Ltd. 81 Hatton Garden, London, EC 1P 1 AE): diamelcoated stainless steel wire (61 μm Außendurchmesser), trimelcoated stainless steel wire (61 μm Außendurchmesser). Die teflonbeschichteten Silber- und Stahldrähte wurden nur stumpf abgeschnitten verwendet. Polarisationserscheinungen bei den Silberdrähten (die sowohl durch Behandlung mit AgCl-Schmelze als auch elektrolytisch mit NaCl-Lösung nur schwer in den Griff zu bekommen waren) sowie die mechanisch wenig stabile Teflonverkleidung, ließen diese Drähte wenig geeignet erscheinen. Auch der zur Implantation verwendete Gewebekleber für nasse Gewebe kann kaum für einen festen Halt sorgen, da er an Teflon nicht haftet. An der Fixierungsstelle der Ableitelektrode zwischen den mit Silikonkautschuk gepolsterten Beilagscheiben, konnte der teflonisolierte (im Gegensatz zum lackierten) Draht nur durch sehr starkes Einklemmen am Verrutschen gehindert werden. Die Teflonschicht wurde durch diese starke mechanische Beanspruchung häufig verletzt. Die nach Ottoson (1959) zur Ableitung verwendeten abgeschnittenen, lackisolierten Stahldrähte sind zwar rasch herzustellen und von stets gleichmäßiger Qualität, verursachen jedoch eine ziemlich große Beschädigung des relativ kleinen Bulbus olfactorius. Es erwies sich als weit günstiger, ein Ende des Stahldrahtes zu entisolieren, in gesättigter KNO_2 -Lösung zuzuätzen, mit Herbolkunstharzlack nachzulackieren und die äußerste Spitze abzuschneiden. Die solchermaßen behandelten Stahlelektroden hatten schlanke Schäfte und Spitzendurchmesser von 10-25 μm . Durch das beim Abschneiden entstandene kleine Plateau an der Elektrodenspitze war es ohne weiteres möglich, von einem Neuron bis zu 8 Stunden Spontanaktivität etwa gleichbleibender Magnitude abzuleiten. Außerdem eignete sich eine derartige Elektrode am besten zur Ableitung von induced waves. Bei mehreren Versuchen konnten damit induced waves und Spontanaktivität sogar simultan abgeleitet werden.

Für die chronische Ableitung stand ein kontinuierlich durchströmtes Versuchsbecken aus Plexiglas (24 x 17 x 16.5 cm) in einem Faradaykäfig zur Verfügung. Das Wasser trat am Boden des Versuchsbeckens ein. Vor dem Becken wurde zur Strahlspreizung ein kleiner Stufendiffusor mit 15° Öffnungswinkel und 5 cm Länge angebracht. Während des Versuches lag der Fisch in einer Plastikröhre mit der Schnauze unmittelbar vor der Einströmöffnung (Abb. 3). Plastikröhren dienen den Zwergwelsen bei Aquarienhaltung normalerweise als Unterschlupf. Das Wasser verließ das Becken durch ein in der Höhe verstellbares Fenster und lief über einen flauschigen Baumwollappen in eine große Auffangwanne. Durch die Anbringung des Lappens wurde die störende elektrische Ladungstrennung rollender Wassertropfen an Kunststoffteilen verhindert und eine ruhige Wasseroberfläche erhalten. Um die Wellen, die durch die Bewegungen des Versuchstieres entstanden, möglichst reflexfrei zu dämpfen, wurden lockere PVC-Topfreiber als "Wellenschlucker" an den Innenwänden des Beckens in Wasserspiegellhöhe angebracht. Wellengang bewirkt Kapazitätsänderungen der Elektrode, die als störende Gleichspannungsschwankungen zu beobachten sind. Das Versuchsbecken wurde mit 15 ml Wasser pro sec durchströmt. Davon lieferte das Duftwassersystem 5 ml/sec, 10 ml/sec stammten aus einem Vorratsgefäß, dem dauernd Frischwasser zulief (Abb. 3). Im Vorratsgefäß wurde das Leitungswasser mit Luft angereichert, überschüssiges Wasser floß ab und diente zur Vorkühlung der Duftwässer. Der Überlauf verhinderte die Weitergabe von Druckschwankungen im Wasserleitungssystem an das Durchströmbecken.

Als Stimuli dienten a) Aminosäurelösungen der Konzentrationen $2 \cdot 10^{-3}$ und $2 \cdot 10^{-5}$ mol/Liter von L-Alanin, L-Methionin und L-Cystein, b) arteigene Duftstoffe enthaltendes Tankwasser und c) menschliches Handspülwasser. Aminosäurelösungen und Handspülwasser wurden 1 Stunde vor Versuchsbeginn mit Leitungswasser zubereitet. Zur Gewinnung des Handspülwassers schwenkte der Experimentator eine Hand 15 sec lang in 750 ml Wasser. Spender für Tankwasser waren zwei weibliche und zwei männliche Zwergwelse, jeweils ca. 22 cm lang, die in algenfreien

35-Liter-Becken monatelang einzeln gehalten wurden. Das Wasser wurde 12 Stunden vor dem Versuch erneuert. Alle Reizflüssigkeiten wurden auf die Temperatur des Atemwassers vorgekühlt (Abb. 3). Je zwei verschiedene Reizflüssigkeiten wurden in zufälliger Aufeinanderfolge durchschnittlich je siebenmal verabreicht. Zur Stimulation wurde dem Frischwasserstrom zum Versuchsbecken, 10 cm vor dem Diffusor, über ein T-Stück 2 sec lang Duftwasser beigelegt. Dieses befand sich in zwei wassergekühlten, 1 Liter fassenden PVC-Behältern und floß über Schlangenkühler zu einem Mehrwegehahn (Abb. 3). Die Flüssigkeitsmengen in den dort mündenden drei Leitungssystemen (2 Duft-, 1 Frischwasserleitung) wurden mit Schlauchklemmen auf eine konstante Durchflußrate von je 5 ml/sec einreguliert. In den Reizpausen lief ständig Frischwasser durch das Küken. Beim Umschalten wurde dieses Frischwasser kontinuierlich durch gleichtemperiertes Duftwasser ersetzt. Ein kleiner Schrittmotor, der von Quecksilberkontakt-Schaltern über eine Schaltelektronik gesteuert wurde, bewegte das Küken. In der Reizapparatur eventuell entstandene Störreize (z. B. winzige Druck- oder Mengenschwankungen beim Drehen des Kükens) beeinflussten induced waves und Spontanaktivität im Bulbus olfactorius nicht nachweisbar.

Zur Feststellung des Ableitortes diente die Eisendepotmethode. Dazu wurde ein Strom von 5 μ A 5-20 sec lang durch das Präparat geschickt. Anschließend wurde in den Hohlraum um den Bulbus olfactorius Fixierflüssigkeit nach Bouin gespritzt und innerhalb 10 min dreimal ersetzt. Erst danach wurden durch Aufpräparieren zuerst die Elektrode entfernt, der Bulbus von Tractus und Nervus olfactorius getrennt und sofort in eine Bouin-Lösung mit gelbem Blutlaugensalz (Kaliumhexacyanoferrat-II) gebracht. Nach 12-24 Stunden wurde der Bulbus olfactorius in reine Bouin-Lösung übergeführt, danach in Paraplast eingebettet. Längs- und Querschnitte von 5 bzw. 7 μ m Dicke wurden angefertigt. Die Schnitte wurden ungefärbt unter dem Phasenkontrastmikroskop betrachtet. Ein Teil der Schnitte wurde mit Haemalaun nachgefärbt.

B. 3. Aufzeichnung und Verarbeitung der elektrophysiologischen Antworten auf Duftreizung

B. 3. a. Signalaufzeichnung. Die mittels Vorverstärker (Tektronix 122) 100- bis 1000fach verstärkten Signale wurden auf dem Schirm eines Zweistrahl-Speicheroszillografen (Tektronix Typ 5103 N mit 2 Differenzverstärkereinschüben Typ 5 A 20 N und 1 Dual Time Base 5 B 12 N) dargestellt und mit einer Spiegelreflexkamera (Exa) abfotografiert. Die zur Auswertung mit der Rechenanlage (Varian 620 f) bestimmten Signale wurden auf Band aufgezeichnet. Auf eine Spur des 4-Spur-Tonbandgerätes (Akai GX 280 D-SS, Frequenzbereich 30 Hz - 25 kHz) wurde die Spikeaktivität, auf eine andere wurden die induced waves, auf zwei weitere Spuren wurde die Reizschreibung (Duftreiz 1 und 2) aufgenommen. Die Bandgeschwindigkeit betrug 9.5 cm/sec. Da die induced waves niederfrequent sind, wurde zu ihrer Aufzeichnung ein Frequenzmodulations-Aufnahmedaptor (Modell 2, Vetter & Co., Science Trading, Frequenzbereich 0-300 Hz) dem Tonbandgerät vorgeschaltet (Abb. 2).

B. 3. b. Auswertung der induced waves. Die Frequenzbanden der induced waves wurden durch Fast Fourier Transformation (FFT) ermittelt. Jeder pro Duftqualität erhaltene Datensatz besteht aus 5-10 Überläufen von 20 sec Dauer (Überlauf = Reizantwort mit vorausgehender Referenzperiode). Alle Überläufe eines Datensatzes wurden einheitlich in jeweils 5 (bzw. 6) Zeitabschnitte von je 2.5 sec Dauer unterteilt (Abb. 4). Der 1. Zeitabschnitt (0-2.5 sec) liegt in der Referenzperiode. Der 2. Zeitabschnitt (4-6.5 bzw. 4.5-7 sec) beinhaltet die einsetzen- den induced waves; die folgenden Zeitabschnitte umfassen deren Maximum und Ausklingen. Pro Zeitabschnitt wurde für jeden Überlauf ein Fourierspektrum (Frequenzauflösung 0.3 Hz) berechnet und über je 5-10 Überläufe gemittelt (Abb. 5). Als Streuung wurde unter der Mittelwertskurve der zweifache mittlere Fehler des Mittelwertes ($2 F$) angegeben. Die Frequenzwerte der Maxima (f_L und f_H) jedes Datensatzes wurden gemittelt und in Häufigkeitsverteilungs-Diagramme (Binweite 1 Hz) eingetragen (Abb. 9 mit 12).

B. 3. c. Auswertung von Spikemagnituden-Klassen. Die meist von zwei, sehr selten von vier Neuronen gleichzeitig abgelei-

tete Spikeaktivität wurde zunächst gefiltert (Filter 2. Ordnung, Butterworth-Charakteristik, obere Grenzfrequenz ca. 3 kHz, untere Grenzfrequenz ca. 300 Hz). Mit einem Amplitude Analyser (de Haer & Co.), der eine beliebig einstellbare Schwelle aufweist, konnten Aktionspotentiale einer Magnitudenklasse herausgegriffen und digitalisiert werden. Diesem Verfahren wurden nur Spikes mit mindestens doppelter Rauschhöhe unterworfen. Die Abtastrate bei Dateneinspeisung in den Rechner betrug 0.5 msec. Die durchschnittlich 6 Spikefolgen pro Duftqualität (Spikefolge = Reizantwort mit vorangehender Referenzperiode, Dauer 20 sec) wurden als Punktereihen über der Zeit dargestellt (Abb. 22). Pro Spikefolge wurde die Entladungsrate des Neurons (aus reziproken Spikeabständen) berechnet und als Kurvenschar im logarithmischen Maßstab aufgetragen. Die Mittelung ergab das Peristimulushistogramm. Die Streuung (2 F) wurde der Übersichtlichkeit halber nicht symmetrisch zum Peristimulushistogramm, sondern - ebenfalls logarithmisch - getrennt angetragen. Die bei der Datenverarbeitung gewonnenen Diagramme wurden vom Speicherschirm des Rechners auf einen hochempfindlichen Film (Estar-AH-Base Kodak 2495 RAR-Film) abfotografiert.

C E R G E B N I S S E

C. 1. Induced waves vom Bulbus olfactorius

C. 1. a. Örtliche Verteilung und Magnituden. Bei 16 von 41 chronisch implantierten Zwergwelsen (10 Männchen und 6 Weibchen) konnten induced waves abgeleitet werden. Die chronischen Ableitelektroden waren in der dorsalen Hälfte des Bulbus olfactorius implantiert (Abb. 7 A). Das rostrolaterale Drittel des Bulbus olfactorius mußte aus operativen Gründen ausgespart bleiben (Abb. 7 B).

Induced waves traten etwa 4 sec nach Öffnen des Duftwasserkanals auf. Bei Reizung mit reinem Leitungswasser wurden keine induced waves beobachtet. In engen Grenzen (± 0.3 sec) hing der Beginn der induced waves von der relativen Lage des Fisches zur Einströmöffnung im Versuchsbecken ab (Abb. 3). Diese Unsicherheit konnte bei den mit Succinyl nur schwach gelähmten Fischen durch deren leichte Fixierung mittels PVC-Klötzchen direkt vor der Einströmöffnung behoben werden.

Die Dauer der induced waves betrug zwischen 4 und 12 sec, durchschnittlich 7 sec. 1-3 sec nach Ankunft der Duftwasserfront an der Fischnase schaukelten sich die induced waves zu ihrer vollen Höhe von ca. 0.1-1 mV auf (Abb. 8). An 5 Fischen wurden bezüglich der Magnituden der induced waves folgende nicht weiter quantifizierte Beobachtungen gemacht: Aus der Glomerulaschicht und ihrer unmittelbaren Umgebung konnten die größten Antworten abgeleitet werden. Die höhere Konzentration der verwendeten Aminosäuren ($2 \cdot 10^{-3}$ mol/Liter) rief höhere induced waves hervor als die geringere Konzentration ($2 \cdot 10^{-5}$ mol/Liter) (Abb. 8). In 6 Versuchen nahmen die auf Reizung mit äquimolaren Lösungen von Aminosäuren erhaltenen Magnituden der induced waves regelmäßig in der Reihenfolge von L-Methionin über L-Alanin zu L-Cystein ab (Abb. 8).

C. 1. b. Frequenzspektren. Die Auswertung von 55 Datensätzen (1 Datensatz enthält 5-10 Einzelreizantworten mit jeweils vorausgehender Referenzperiode) mittels FFT (Methodik S. 10) ergaben Frequenzspektren mit zwei ausgeprägten Maxima (f_L und f_H) bei durchschnittlich 5 bzw. 9 Hz (Abb. 9). f_H erscheint häufig ca. 1.5 sec früher als f_L (z. B. Abb. 5). Zur genaueren

Überprüfung der zeitlichen Differenz zwischen dem Einsetzen von f_H und f_L müßten bei der FFT die ersten aufeinanderfolgenden Zeitabschnitte der Antwort stärker überlappend gewählt werden als dies in der vorliegenden Arbeit geschehen ist. Hier betrug die Überlappungszeit zwischen 1. und 2. Periode des Antwortzeitraumes 1 sec (Dauer jeder Periode 2.5 sec, s. Abb. 4). Deshalb kann nur festgestellt werden, daß die Bande f_L im 1. Antwortzeitraum fehlt, im 2. Antwortzeitraum (d.h. 1.5 sec später) aber vorliegt.

Bei Änderung der Aminosäurekonzentration (L-Methionin, L-Alanin, L-Cystein) von $2 \cdot 10^{-3}$ auf $2 \cdot 10^{-5}$ mol/Liter blieben bei 22 von 25 Datensätzen die f_L - bzw. f_H -Werte unverändert, in 2 Fällen verschob sich die Frequenzbande um ca. 1 Hz, in 1 Fall um knapp 2 Hz.

Die Auftrennung der Versuchsergebnisse nach den Geschlechtern der Empfängertiere zeigt, daß die mittleren Frequenzen ($\bar{f}_L$ und $\bar{f}_H$) der Weibchen in allen Fällen höher sind als die der Männchen (Abb. 13). Da in der Regel keine Normalverteilungen der Frequenzwerte vorliegen (Abb. 10 mit 12), wurde zur statistischen Überprüfung der Unterschiedlichkeit entsprechender $\bar{f}_L$ - bzw. $\bar{f}_H$ -Werte der Wilcoxon Rank Sum Test (Wilcoxon & Wilcox 1964) herangezogen (Abb. 13). Wegen der Geschlechtsspezifität von $\bar{f}_L$ und $\bar{f}_H$ wurde mit demselben Test der Einfluß der verschiedenen Reizqualitäten auf $\bar{f}_L$ und $\bar{f}_H$ von Männchen und Weibchen getrennt überprüft (Abb. 14 A und B). Die 3 getesteten Aminosäuren wurden unter AA zusammengefaßt, da bei den vorliegenden Daten die Lage der f_H - bzw. f_L -Bande für alle Aminosäuren gleich war. Die Reizqualität HR (Handspülwasser) wurde weggelassen, da bei Männchen jeweils nur 2, bei Weibchen jeweils nur 3 $\bar{f}_L$ - und $\bar{f}_H$ -Werte vorliegen. Bei den weiblichen Empfängertieren (Abb. 14 A) treten im Gegensatz zu den männlichen Empfängertieren (Abb. 14 B) keine hochsignifikanten Unterschiede zwischen den $\bar{f}_L$ - bzw. den $\bar{f}_H$ -Werten bei den getesteten Reizqualitäten auf.

C. 1. c. Frequenztrend. Die Frequenzen der induced waves können im f_L - wie auch im f_H -Bereich von Zeitabschnitt zu Zeitabschnitt der Antwort variieren (Abb. 15). Zur genaueren Untersuchung wurden Fourierspektren von 9 Versuchstieren ausgewertet,

bei denen klare Frequenzbanden mindestens über 3 Zeitabschnitte (ca. 7 sec) der Antwort vorlagen. Bei 6 Männchen schwankt die Frequenz nur geringfügig, und ein Trend ist nicht feststellbar (Tab. 1 und Abb. 16); bei 3 Weibchen zeigten die meist über 4 Zeitabschnitte der Antwort verfolgbaren Frequenzbanden einen eindeutigen Trend (Tab. 1). Er verläuft bei Reizung mit Aminosäuren von der höheren zur tieferen Frequenz (-0.55 Hz während ca. 10 sec), bei Tankwasserreizung in umgekehrter Richtung (1.31 Hz während 10 sec; Abb. 16). Diese Trends sind also geschlechtsspezifische Eigenschaften der induced waves.

Tab. 1: Veränderung der Lage der Frequenzbanden (Trend) in sukzessiven Intervallen der Antwort (n = Anzahl der mittleren Frequenzmaxima aus jeweils 5-10 Einzelspektren eines Zeitabschnittes; Trendanalyse nach Standardprogramm für Texas Instruments TI-51-III (1978). + : $p \leq 0.05$ (Trend hochsignifikant), (+): $0.05 < p \leq 0.1$, - : $p > 0.1$ (Trend nicht nachweisbar); Abkürzungen s. Verzeichnis S. 36.

Empfängertiere	Reizqualität	Frequenzbande	Trend	n (mittlere Frequenzmaxima)
♀♀	AA	f_L	+ $p = 0.05$	18
		f_H	+ $0.05 > p > 0.01$	26
	♂ und ♀-TW	f_L	+ $p = 0.05$	16
		f_H	(+) $0.1 > p > 0.05$	7
♂♂	AA	f_L	- $p \gg 0.1$	15
		f_H	- $p \gg 0.1$	9
	♂ und ♀-TW	f_L	- $p \gg 0.1$	15
		f_H	- $p \gg 0.1$	9

C. 1. d. Einfluß der Durchtrennung des Tractus olfactorius auf die induced waves. Bei einem weiblichen Zwergwels wurden beide olfaktorischen Trakte in der Mitte zwischen Bulbus olfactorius und Telencephalon durchtrennt. Vor der Durchtrennung abgeleitete induced waves wurden mit solchen verglichen, die 10 min nach der Durchtrennung auftraten. Bei Reizung mit verschiedenen Aminosäuren, Handspülwasser, ♂- und ♀-Tankwasser zeigten sich folgende Veränderungen: Die niederfrequente Komponente f_L fiel - unabhängig von der Duftqualität - nach Durchtrennung vollständig weg (Abb. 17 mit 19). Die mittlere Frequenz der Komponente f_H blieb vor und nach Durchtrennung unverändert (Abb. 17 und 19). Vor Durchtrennung war bei Reizung mit ♂- bzw. ♀-Tankwasser die Komponente f_H nicht vorhanden. Nachher trat sie jedoch deutlich hervor (Abb. 18 II). Die Bandbreite von f_H wurde nach Durchtrennung schmaler (Abb. 19). Der bei Reizung mit Aminosäuren bei Weibchen leicht negative und bei Reizung mit Tankwasser positive Trend der Frequenzbande f_H (s. S. 14) blieb auch nach Durchtrennung erhalten.

C. 2. Spikeantworten vom Bulbus olfactorius

C. 2. a. Klassifizierung der Antworten auf Duftreizung. Bei 7 chronisch implantierten Versuchstieren (4 Weibchen und 3 Männchen) wurde simultan mit den induced waves von Bulbusneuronen Spontanaktivität abgeleitet und bei 13 Neuronen deren Beeinflussung durch Duftreizung untersucht. Von den 13 Neuronen liegen 54 Datensätze vor (je Datensatz ca. 6 Antworten auf eine bestimmte Reizqualität, d.h. insgesamt ca. 320 Einzelreizantworten mit jeweils vorausgehender Referenzperiode). Der Ort, an dem sich die Spitze der extrazellulären Ableitelektrode befand, wurde mit einem Eisendepot (S. 9) markiert. Die Marken waren 50-150 μm groß. In der Umgebung der Elektrodenspitze wurden zwischen 2 und 7 runde, ovale bis teilweise dreieckige Zellen angefärbt. Sie waren 22-32 μm lang und 10-16 μm breit.

In 22 % der Fälle trat auf den Reiz hin keine Veränderung der Spontanaktivität auf (Abb. 20). Bei den übrigen Datensätzen wurden die stark variierenden Antwortmuster in bis zu 5 zeitliche Abschnitte von verschiedener Dauer eingeteilt. Während dieser Abschnitte ist die mittlere Spikeaktivität entweder

kleiner (Suppression S , Abb. 21 a) oder größer (Erregung E, Abb. 21 b) als die Spontanaktivität in der Referenzperiode. E (S), die eine längere S (E) unterbrechen, werden ebenfalls als Erregungen bzw. Suppressionen bezeichnet, obwohl ihre Aktivität z.T. nicht größer ist als die Spontanaktivität (z.B. Abb. 21 e). Die Antwortmuster wurden wie bei R. Wieser (1979) zur Klassifizierung der Duftantworten verwendet. Dabei wurde nur die zeitliche Aufeinanderfolge von E und S , nicht aber deren Intensität und Dauer berücksichtigt. Komplizierte und einfache Antwortmuster können eine gleich lange Gesamtdauer aufweisen (Tab. 2).

Einfache Antwortmuster wie E , S , E S und S E (Abb. 21 a, b, c, d) traten insgesamt bei 40.5 % aller Antwortmuster auf. 59.5 % der Antwortmuster sind komplizierter (Abb. 21 e, f, g, h). Mit 33.3 % am häufigsten wurde S E S (Abb. 21 e), eine längere Suppression mit zwischengeschalteter Erregung, beobachtet. Tab. 2 zeigt - nach Häufigkeiten geordnet - die verschiedenen Antwortmuster und deren mögliche Gesamtdauer.

Tab. 2:

Antwort- muster	Häufigkeit		Gesamtdauer [sec]
	n	%	
S E S	14	33.3	5 - 15
E	8	19.0	5 - 16
S	5	11.9	4 - 16
S E S E S	4	9.5	9 - 16
S E S E	3	7.2	7 - 12
E S	3	7.2	7 - 10
E S E S	2	4.8	14 - 15
E S E	2	4.8	9 - 13
S E	1	2.4	6
Summe	42	100.0	

C. 2. b. Abhängigkeit der Antwortmuster von der Reizqualität.

Bei 9 verschiedenen Antwortmustern und der im Vergleich dazu geringen Zahl von 42 untersuchten Datensätzen (1 Datensatz = ca. 6 Einzelreizantworten mit jeweils vorausgehender Referenzperiode) können keine endgültigen Aussagen über die Abhängigkeit bestimmter Muster von der Reizqualität gemacht werden. Es fällt jedoch folgendes auf (Tab. 3): Eine reine Erregung E konnte ausschließlich von ♂-Tankwasser, nicht aber von den anderen Reizqualitäten ausgelöst werden. Reine Suppression S wurde auf alle Reizqualitäten außer ♂-Tankwasser beobachtet. S E S trat am häufigsten und ohne nachweisbare Bevorzugung einer bestimmten Reizqualität auf. Von den 5 auf Reizung mit Handspülwasser erhaltenen Antwortmustern sind 4 S E S. L-Alanin, L-Methionin und L-Cystein verhielten sich bezüglich der auftretenden Antwortmuster gleichartig, so daß sie unter Aminosäuren AA zusammengefaßt wurden.

Tab. 3:

Duft- reiz	Antwortmuster									Spontan- aktivität unverän- dert	Daten- sätze
	SES	E	S	SESES	SESE	ES	ESES	ESE	SE		
♂-TW	2	8	0	1	1	1	0	0	0	2	15
♀-TW	3	0	3	3	0	1	0	1	0	3	14
AA	5	0	1	0	2	1	2	1	1	4	17
HR	4	0	1	0	0	0	0	0	0	3	8

C. 2. c. Einfluß der Durchtrennung des Tractus olfactorius auf die Spikeaktivität. Bei einem weiblichen Zwergwels wurde die Änderung der Spikeaktivität eines Bulbusneurons bei Reizung mit verschiedenen Duftqualitäten vor und 10 min nach Durchtrennung des Tractus olfactorius in der Mitte zwischen Bulbus olfactorius und Telencephalon untersucht. Die Ergebnisse aus den 7 erhaltenen Datensätzen sind in folgender Tab. 4 aufgeführt.

Tab. 4:

	VOR DURCHTRENNUNG		NACH DURCHTRENNUNG	
	Schwankungsbereich der Entladungsrate [sec ⁻¹]	Abb.	Schwankungsbereich der Entladungsrate [sec ⁻¹]	Abb.
Spontan- aktivi- tät	0.2-5	22 a 23 a 24 a	0.2-5 und 50-200 (kurze Bursts)	22 c 23 c 24 c
Reiz- qualitä- ten				
L-Ala	0.2-5	22 a	0.2-5 und 50-200 (kurze Bursts)	22 c
♂-TW	0.2-5	23 a	0.2-12	23 c
♀-TW	0.2-5 und 50-200 (kurze Bursts)	24 a	0.2-5 und 50-200 (kurze Bursts)	24 c
HR	0.2-5	--	nicht getestet	--
	Antwortmuster		Antwortmuster	
L-Ala	E S E	22 b	(?) E S E	22 d
♂-TW	E S	23 b	S E S	23 d
♀-TW	E S E	24 b	E S	24 d
HR	kein Muster	--	nicht getestet	--

Bezüglich des Schwankungsbereiches der Entladungsrate dieses einen Neurons zeigt sich, daß die Durchtrennung das Auftreten kurzer Bursts mit hoher Impulsrate bewirken kann. Derartige Bursts waren im intakten Zustand nur nach Reizung mit ♀-Tankwasser aufgetreten. Diese nach der Durchtrennung spontan auftretenden Bursts wurden nunmehr bei Reizung mit ♂-Tankwasser unterdrückt; außerdem erweiterte sich der Schwankungsbereich der Entladungsrate des Neurons um etwa den doppelten Betrag. L-Alanin beeinflusste weder vor noch nach der Durchtrennung die mittlere Entladungsrate.

C. 3. Beziehung zwischen den induced waves und den Aktionspotentialen. Bei 4 Zwergwelsen (2 Männchen und 2 Weibchen) wurden Spikeantworten von 10 Neuronen untersucht, die gleichzeitig mit induced waves abgeleitet wurden. Insgesamt wurden ca. 110 Einzelreizantworten in 18 Datensätzen (Tab. 5, S. 20) gemittelt. Die induced waves setzten 1-2.5 sec nach der Spikeantwort ein. Zur Auswertung wurden die Originalaufnahmen der Spikeaktivität sowie der induced waves bei Reizung mit verschiedenen Duftqualitäten simultan auf den beiden Kanälen des Speicheroszillografen dargestellt (Abb. 29 und 30). Vorher waren die Spikeaktivität mit einem 800-Hz-Bandpaßfilter, die induced waves mit einem 25-Hz-Tiefpaßfilter gefiltert worden. Die Zeitablenkung wurde so gewählt, daß pro Überlauf jeweils 3-5 Wellen der induced waves erschienen. Die Überläufe wurden sukzessive abfotografiert und die Filmstreifen mit einem Projektionsgerät auf Millimeterpapier ausgewertet. Dazu wurde das erste Wellental auf eine Nullmarke auf dem Papier eingestellt und das zweite Wellental (Abstand entspricht 2π) mit einem Strich markiert. Nun wurde dieses zweite Wellental auf die Nullmarke gerückt und die Stelle des dritten Wellentales notiert usw. Die während einer 2π -Periode auftretenden Spikes wurden auf entsprechenden Zeitachsen aufgetragen. Aufgrund verschiedener Spikegrößen und -formen (s. Abb. 28 mit 30) konnten die Aktionspotentiale von 2-4 gleichzeitig abgeleiteten Neuronen unterschieden werden. Die Markierungsstriche für jedes Neuron wurden auf einer separaten Achse aufgezeichnet und die Entladungsrate als Funktion der Zeit (Binweite 12 msec, Ausnahme Abb. 25: Binweite 4 msec) aufgetragen (Abb. 25 mit 27). Die Entladungsrate zeigt in allen Fällen eine Phasenbindung zu den induced waves, und zwar in 70 % der Fälle zur positiv-negativ gehenden Phase der Welle (Tab. 5, S. 20).

Tab. 5:

Emp- fänger- fisch	Neuron	Reiz- quali- tät	Lage der Spikes				Abb.
			posit. Gipfel	absteig. Phase	negat. Gipfel	aufsteig. Phase	
♂	1	HR		•			-
	2	HR		•			-
♀	3	HR		•			25
	4	HR		•			25
♂	5	L-Meth $2 \cdot 10^{-3}$		•			26 a
		♀-TW		•			26 b
	6	L-Meth $2 \cdot 10^{-3}$		•			26 a
		♀-TW		•			26 b
	7	L-Meth $2 \cdot 10^{-3}$		•			26 a
		♀-TW	vollständige Suppression				26 b
	8	L-Meth $2 \cdot 10^{-3}$		•			26 a
		♀-TW	vollständige Suppression				26 b
♀	9	L-Ala $2 \cdot 10^{-5}$	•				27 a
		♂-TW	•				27 c
		L-Meth $2 \cdot 10^{-5}$			•		27 b
	10	L-Ala $2 \cdot 10^{-5}$	•	•		•	27 a
		♂-TW		•			27 c
		L-Meth $2 \cdot 10^{-5}$			•		27 b

D I S K U S S I O N

D. 1. Von welchen Neuronen stammen die abgeleiteten Potentiale?

Nach Engler & Bruckmoser (in Vorb.) lassen sich die Mitralzellen aufgrund ihrer Lage, Form und Größe von anderen Zellgruppen des Bulbus olfactorius des Zwergwelses eindeutig abgrenzen; über eine etwaige Homologie zu den Mitralzellen bei Säugern kann allerdings nichts ausgesagt werden. In der vorliegenden Arbeit können die angefärbten Neurone innerhalb einer Marke (s. C. 2. a ,S. 15) bezüglich der genannten Kriterien als Mitralzellen identifiziert werden. Zwei Zellen, die durch am inneren Rand der Glomerulaschicht liegende Marken gekennzeichnet wurden, könnten ihrer Lage nach Mitralzellen gewesen sein. Ihre Form und Größe konnten nicht bestimmt werden, da durch den Markierungsstrom der histologische Feinbau um die Elektroden spitze zerstört worden war. Erfahrungsgemäß leiten grobe Elektroden spitzen in der Regel nur von großen Neuronen Potentiale ab. Auch dies erhöht die Wahrscheinlichkeit, daß die abgeleiteten Aktionspotentiale von Mitralzellen stammen.

D. 2. Spikeaktivität im Bulbus olfactorius auf Duftreizung

bei Fischen und Amphibien. Von manchen Autoren werden die auf Duftreizung erhaltenen Antworten nur als "erregend", "inhibitorisch" oder "keine Antwort" klassifiziert (z.B. Døving 1964: Grasfrosch *Rana temporaria*, und 1966 a: Quappe, *Lota lota*; Mathews 1972 a: Schildkröte *Gopherus polyphemus*, und 1972 b: Ratte.) Andere Autoren beobachteten neben reinen Erregungen (E) und Suppressionen (S) auch zusammengesetzte Antwortmuster. Zippel & Breipohl (1975) fanden beim Goldfisch, *Carassius auratus*, bei etwa 20 % der Neurone kombinierte Antwortmuster. Die einfachen Muster E S und S E werden auch von Mancía, v. Baumgarten & Green (1962: Kaninchen), von Nanba, Djahanparwar & v. Baumgarten (1966: Brasse, *Abramis abramis*, und Goldfisch), von Kauer (1974: Frosch *Rana pipiens*, 1977: Salamander *Ambystoma tigrinum*), von MacLeod (1976: Regenbogenforelle, *Salmo gairdneri*), von Meredith & Moulton (1978: Goldfisch) und von R. Wieser (1979: Zwergwels *Ictalurus nebulosus*) erwähnt. Ferner beschrieben Mancía, v. Baumgarten & Green (1962) das Muster S E S , Kauer (1974 und 1977) E S E . Beide Muster wurden

von Meredith & Moulton (1978) und R. Wieser (1979) ebenfalls erhalten. Eine klare Beurteilung der Antwortmuster hängt von der exakten Reproduzierbarkeit des Reizes und der Mittelung einer ausreichenden Anzahl von Einzelreizantworten ab. Beide Forderungen wurden bisher nur bei den Untersuchungen am Goldfisch (Meredith & Moulton 1978) und am Zwergwels (R. Wieser 1979) verwirklicht. Dies ist sicherlich ein Grund, weshalb nur in diesen Arbeiten mehrere (bis zu 9) verschiedene Antwortmuster unterschieden werden konnten.

In der vorliegenden Arbeit entfielen ca. $1/3$ aller Antwortmuster auf E und S, ca. $1/3$ auf S E S und ca. ein weiteres Drittel auf andere kombinierte Muster. Die bisherigen Ergebnisse zeigen, daß einfache wie auch kombinierte Antwortmuster sowohl von einfachen chemischen Verbindungen (z.B. Aminosäuren, siehe auch MacLeod 1976, Meredith & Moulton 1978) als auch von natürlichen Substanzgemischen (z.B. pheromonhaltiges Tankwasser von Artgenossen, Meredith & Moulton 1978, R. Wieser 1979; Tubifex-Extrakt: Zippel & Breipohl 1975) hervorgerufen werden können.

Das Antwortmuster eines Neurons bleibt bei Reizung mit verschiedenen Konzentrationen einer Duftqualität häufig unverändert, jedoch können Dauer und Intensität der E bzw. S verändert werden (Meredith & Moulton 1978). Die sukzessive Erhöhung der Konzentration einer bestimmten Reizqualität um mehrere Zehnerpotenzen kann die Entladungsrate bestimmter Neurone bis zu einem Maximum ansteigen, anschließend wieder abfallen lassen (und umgekehrt), nur ansteigen, nur abfallen oder unbeeinflusst lassen (Mathews 1972 a und b, Kauer 1977, Meredith & Moulton 1978).

Unsere Klassifizierung der Spikeantworten kann nur einen vorläufigen Überblick über die Vielfalt der Antwortmuster geben, da Dauer und Intensität der Musterabschnitte nicht quantifiziert wurden. Die E- bzw. S-Periodendauern liegen im Sekundenbereich (Abb. 21). Oszillationen der Entladungsrate von 0.01-1.5 Hz, also einer Periodendauer im Sekundenbereich, wurden bei 65 % der Einzelfaserableitungen am Tractus olfactorius, aber bei nur 2 von 29 Zellableitungen am Bulbus olfactorius der Quappe, *Iota lota*, gefunden (Døving & Hyvärinen 1969).

Bei weiterer Auflösung (im Bereich von mehreren 100 msec) ist die neuronale Aktivität jedoch nicht homogen. Alle untersuchten Neurone zeigen eine mit den induced waves synchrone Entladung (Tab. 5, S. 20), eine Erscheinung, die auf der im sec-Maßstab dargestellten Abb. 21 nicht sichtbar sein kann.

Auch bei noch größerer zeitlicher Auflösung (im msec-Bereich) ist die Entladung nicht gleichmäßig: Abhängig von der Reizsituation können Bursts hoher Frequenz auftreten (Tab. 4, S. 18; R. Wieser 1979). Sie sind eventuell auf die nachgeschaltete Synapse von großer Wirksamkeit und daher für die Kodierung von großer Bedeutung (s. a. C. 2. c, S. 17-18).

Alle diese Beobachtungen decken sich mit den Befunden am akuten Zwergwels (R. Wieser 1979), bei dem allerdings die Beziehung zwischen induced waves und Spikeaktivität nicht untersucht wurde. Ein wesentlicher Beitrag der vorliegenden Arbeit ist, daß beim chronisch implantierten, nur leicht immobilisierten Fisch keine auffälligen Abweichungen von den Ergebnissen beim akuten Fisch zu beobachten sind.

Dasselbe Antwortmuster der Neurone an verschiedenen Orten des Bulbus olfactorius kann eine verschiedene Nachricht bedeuten. Zu diesem wichtigen Problem kann diese Arbeit nichts beitragen; denn eine Ableitung von verschiedenen Unterbündeln des Tractus olfactorius, über die jeweils verschiedene Verhaltensweisen gesteuert werden (Døving & Selset 1980: Schellfisch, *Gadus morhua*) scheiterte beim chronisch implantierten Zwergwels bislang stets an experimentellen Schwierigkeiten.

D. 3. Induced waves - Vorkommen bei Knochenfischen und adäquate Auswertung. Die von Adrian (1950) eingeführte Bezeichnung "induced waves" für rhythmische Schwingungen im Bulbus olfactorius wird in der Literatur nicht durchwegs verwendet. Man bezeichnet die induced waves z. B. auch als "Bulbus EEG" (Ueda, Hara & Gorbman 1967, Hara, Freese & Scott 1973, Freeman 1974, Kaji, Satou, Kudo, Ueda & Gorbman 1975, Bodznick 1975, Hahn 1976), als "induced response" (Hara 1967), als "Olfactoriusbursts" (Schwartz 1970), als "elektrische Bulbusantworten" (Hara 1972), als "Gehirnaktivität des Bulbus olfactorius" (Døving, Enger & Nordeng 1973), als "olfaktorische Bulbusantworten" (Hara & MacDonald 1976), als "oszillatorische Wellen" (Døving & Belghaig 1977), als "olfactory spindles"

(Verlander & Huggins 1977) oder als "Welle III der durch Duft evozierten Antwort" (Beuerman 1975 und 1977).

Bei Säugern treten induced waves spontan und atemsynchron auf (Adrian 1942, Ottoson 1959, Hernandez-Peon, Lavin, Alcocer-Cuaron & Marcelin 1960, Schwartz 1970). Beim Kaiman, Caiman sclerops, beobachteten Verlander & Huggins (1977) induced waves, die durch den Luftstrom beim Einatmen bzw. Schnüffeln hervorgerufen werden. Dagegen fand Beuerman (1975 und 1977) bei Schildkröten induced waves nur auf Duftstimulation. Bei Knochenfischen gibt es hierüber ebenfalls unterschiedliche Befunde. Oshima & Gorbman (1966, Goldfisch), Kudo, Satou, Kaji & Ueda (1972, Lachse *Oncorhynchus nerka* und *O. keta*) sowie Kaji, Satou, Kudo, Ueda & Gorbman (1975, Lachs *O. keta*) stellten ein schwaches "spontanes Bulbus-EEG" fest. Hara, Freese & Scott (1973) geben bei der Regenbogenforelle niedere Frequenzkomponenten (2-6 Hz) im ungereizten Zustand an. Bei den Lachsen *O. tshawytscha*, *O. kisutch* (Hara, Ueda & Gorbman 1965) und beim Seesaibling, *Salmo alpinus*, (Døving, Enger & Nordeng 1973) waren dagegen keine spontanen Oszillationen zu beobachten; das ständig durch die Nase strömende Frischwasser rief keine Antworten hervor. Auch beim Zwergwels sind ohne Reiz und auf das ständig die Nase durchfließende Frischwasser keine oszillierenden Potentiale meßbarer Größe nachweisbar.

Über induced waves bei verschiedenen Knochenfischarten (meist Lachsartige) liegt eine Fülle von Arbeiten vor (Übersicht Tab. 6, S. 25-26). In den meisten werden jedoch ausschließlich die Magnituden ausgewertet, Angaben über Frequenzen fehlen. Manche Autoren geben nur Frequenzbereiche oder ungefähre mittlere Frequenzen an. Aus keiner der aufgelisteten Arbeiten (außer der vorliegenden) läßt sich feststellen, an wievielen Versuchstieren die Ergebnisse gewonnen wurden, wodurch den Aussagen generell eine gewisse Unsicherheit anhaftet. Die gefundenen Frequenzen liegen zwischen 1,5 und 25 Hz. Den beiden Hauptbanden f_L und f_H des Zwergwelses entsprechende Frequenzkomponenten wurden auch beim Goldfisch (Oshima & Gorbman 1966), beim Karpfen (Satou 1971) und bei den Lachsen *O. nerka* (Satou 1974) und *O. keta* (Kaji, Satou, Kudo, Ueda & Gorbman 1975) beschrieben.

Die ersten Frequenzanalysen der induced waves, die

Fischart	Frequenzen der induced waves	Duftqualitäten	Autoren
Regenbogenforelle (Salmo gairdneri)	8 - 10 Hz	Aminosäuren, menschliches Handspülwasser	Hara 1973
- " -	4.5 - 15 Hz 1-4 Frequenzgipfel	Aminosäuren, Futterextrakt, menschliches Handspülwasser	Hara, Freese & Scott 1973
- " -	5 - 10 Hz	Aminosäuren	Satou & Ueda 1975
Seesaibling (Salmo alpinus)	7 Hz	neutrales Bachwasser, Fischfutter; von Artgenossen: Tankwasser, Hautschleim, Blut, Urin, Muskelgewebe, Milch von ÖÖ und Rogen	Døving, Enger & Nordeng 1973
Ketalachs (Oncorhynchus keta)	1.5 - 7.5 Hz 2 Hauptkomponenten	Aminosäuren, verschiedene Flußwässer	Kaji, Satou, Kudo, Ueda & Gorbman 1975
- " -	2 - 25 Hz Hauptkomponenten: 4 - 6.3 Hz	verschiedene Flußwässer	Kudo, Satou, Kaji & Ueda 1972
Blaurücken (O. nerka)	Hauptkomponente: 6.3 - 8 Hz	verschiedene Flußwässer	Ueda, Hara, Satou & Kaji 1971
- " -	2 - 25 Hz Hauptkomponente: 6.3 - 8 Hz	verschiedene Flußwässer	Kudo, Satou, Kaji & Ueda 1972

Blaurücken (<i>O. nerka</i>)	3.15 - 20 Hz f_L : 3.15 - 5 Hz f_H : 5 - 20 Hz	Fischfutter	Satou 1974
Goldfisch (<i>Carassius auratus</i>)	4 - 15 Hz f_L : 4 - 8 Hz f_H : 10 - 15 Hz	Natriumchlorid	Oshima & Gorbman 1966
- " -	14 - 16 Hz	Natrium- und Kaliumsalze, Saccharose	Hara & Gorbman 1967
Karpfen (<i>Cyprinus carpio</i>)	2.5 - 25 Hz f_L : 2.5 - 5 Hz f_H : 5 - 25 Hz	Natriumchlorid, Fisch- futter	Satou 1971
Zwergwels (<i>Ictalurus nebulosus</i>)	2 - 12 Hz f_L : 2 - 9 Hz f_H : 5 - 12 Hz T_L : 5 Hz T_H : 9 Hz	Aminosäuren, Tankwasser von männlichen und weib- lichen Artgenossen, mensch- liches Handspülwasser	vorliegende Arbeit

über ein Abzählen der Wellenanzahl einer bestimmten Periode hinausgingen, wurden von Ueda, Hara, Satou & Kaji (1971), Satou (1971) und Kudo, Satou, Kaji & Ueda (1972) mittels Bandpaßfiltern vorgenommen. Diese Methode ist sehr grob, da aus technischen Gründen nur im untersten Frequenzbereich bis zu ca. 5 Hz eine Auflösung mit Binweiten ≤ 1 Hz möglich ist. Bei höheren Frequenzen werden die Binweiten zunehmend größer (z.B. 6-10 Hz: Binweite ca. 2 Hz, 10-16 Hz: Binweite ca. 3 Hz). Die mit Computereinsatz durchgeführte Fast Fourier Transformation der induced waves wurde von Kudo, Satou, Kaji & Ueda (1972) und Hara (1973) vorgestellt. Allerdings verwendeten sie ziemlich grobe Binweiten (0.5 bzw. 1 Hz). FFT mit ausreichend feiner Frequenzauflösung von ca. 0.3 Hz wurde erst von Kaji, Satou, Kudo, Ueda & Gorbman (1975) sowie Satou & Ueda (1975) angewandt.

In keiner der vorstehenden Arbeiten wurden die Antworten gemittelt. Da die Einzelreizantworten jedoch stark variieren (siehe Streuungsgröße in der vorliegenden Arbeit, Abb. 5), ist die Verlässlichkeit der Aussagen schwer zu beurteilen. Einen gewissen Fortschritt bringen die Arbeiten von Satou & Ueda (1975) und Kaji, Satou, Kudo, Ueda & Gorbman (1975). Bei den von Satou & Ueda (1975) gezeigten gemittelten Frequenzspektren handelt es sich um die Mittelung der Frequenzspektren mehrerer aufeinanderfolgender, überlappend gewählter Zeitabschnitte einer einzelnen Reizantwort. Kaji, Satou, Kudo, Ueda & Gorbman (1975) stimulierten zwar den Ketalachs dreimal mit demselben Flußwasser, mittelten aber die berechneten Frequenzspektren nicht. Eine echte Mittelung aufeinanderfolgender Einzelspektren (jeweils für verschiedene Zeitabschnitte nach dem Reiz) erfolgte erstmals in vorliegender Arbeit. Die Mittelung mehrerer Reizantworten setzt eine reproduzierbare Stimulation voraus, die durch Einsatz des elektronisch gesteuerten Olfaktometers in Verbindung mit dem Durchströmbecken gewährleistet war. Durch die Mittelung der Fourierspektren ergaben sich folgende weiterführende Möglichkeiten der Datenauswertung: Verlässliche Bestimmung der Anzahl der Frequenzbanden (in der Referenzperiode und in den Zeitabschnitten der Antwort) sowie von deren mittlerer Frequenz, quantitativer Nachweis von gesetzmäßigen Frequenzveränderungen während des Antwortzeitraumes (Tab. 1, S. 14), Abhängigkeit der mittleren Frequenzen aller Empfängertiere von

deren Geschlecht bzw. von Duftqualitäten (Abb. 9-12), statistische Überprüfung der Spezifität der mittleren Frequenzen bezüglich Reizqualitäten und Geschlecht der Empfängertiere (Abb. 13, 14 A und B).

D. 4. Abhängigkeit der induced waves von der Konzentration und Qualität der Duftstoffe. Die Konzentration des Duftreizes beeinflusst hauptsächlich die Magnitude der induced waves. Mit zunehmender Konzentration steigt die Magnitude an. Getestet wurden je nach Autor verschiedene Aminosäuren und deren Derivate, Kochsalz, Fischfutter, Geraniol, verschiedene Acetate, Methylsalicylat und Buttersäure (Satou 1971 und 1974, Hara 1972 und 1973, Hara, Law & Hobden 1973, Beuerman 1975). Die Magnitude erreicht z.B. bei L-, D-Alanin, L- und D-Serin bei einer Konzentration von 10^{-3} - 10^{-2} mol/Liter für die Regenbogenforelle ein Maximum (Satou & Ueda 1975). Eine Konzentrationsänderung (z.B. von L-Serin und L-Alanin) um eine Zehnerpotenz konnte auch eine Frequenzänderung der induced waves von ca. 1 Hz bewirken (Satou & Ueda 1975). Beim Zwergwels rief die Konzentrationserhöhung der zur Reizung verwendeten Aminosäuren (L-Methionin, L-Alanin, L-Cystein) um 2 Zehnerpotenzen stets eine Erhöhung der Magnitude der induced waves hervor (Abb. 8). Eine Frequenzänderung trat dagegen selten auf (in 3 von 25 Fällen).

Die Duftqualität hat einen Einfluß auf Magnituden und Frequenzen der induced waves. Die relative Wirksamkeit verschiedenster äquimolarer Aminosäuren und ihrer Derivate auf die Antwortgröße der induced waves wurden von Hara (1972 und 1973), Hara, Law & Hobden (1973) an den Forellen *Salmo gairdneri* und *Salvelinus fontinalis*, am Weißfisch *Coregonus clupeaformis* und an den Lachsen *Oncorhynchus kisutch* und *O. nerka* getestet. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen bei *Salmo gairdneri* (Hara 1973) und *Salvelinus fontinalis* (Hara, Law & Hobden 1973) rief von den drei am Zwergwels getesteten Aminosäuren L-Methionin die größten, L-Alanin weniger große und L-Cystein die kleinsten Magnituden der induced waves hervor. Dieselbe Reihenfolge der Wirksamkeit wurde bei Ableitung der Rezeptorantworten von der Nasenschleimhaut des Zwergwelses *Ictalurus catus* gefunden (Suzuki & Tucker 1971).

Die Magnitude der induced waves hängt auch von anderen Faktoren als der Duftkonzentration und -qualität ab, z.B. vom endokrinen Zustand und der sexuellen Reife des Fisches (Hara 1967: Goldfisch, Oshima, Hashiai, Tarby & Gorbman 1973: *Oncorhynchus keta*, Bodznick 1975: *O. nerka*), vom pH-Wert (Cooper & Hasler 1974: *O. kisutch*), jedoch kaum von der Temperatur der Duftflüssigkeit (Bodznick 1975). In der vorliegenden Arbeit wurden Temperatur und pH-Wert der Duftwässer stets konstant gehalten. Die Versuchstiere waren alle geschlechtsreif, über ihren endokrinen Zustand während der Versuchszeiten kann keine Angabe gemacht werden.

Die anhand von Frequenzspektren jeweils einzelner Reizantworten zunächst abgeleitete Hypothese, wonach jeder bestimmten Duftqualität ein charakteristisches Spektralmuster der induced waves entsprechen könnte (Kudo, Satou, Kaji & Ueda 1972, Hara, Freese & Scott 1973, Kaji, Satou, Kudo, Ueda & Gorbman 1975), wurde bereits von Hahn (1976) und Døving & Belghaug (1977) bezweifelt. ("Die zwischen Individuen beobachteten Antworten ebenso wie wiederholte Antworten von ein und demselben Individuum auf den gleichen Duft differieren oft ebenso stark wie Antworten auf bestimmte unterschiedliche natürliche Duftwässer oder Testlösungen." Hara, pers. Mitteil. an Hahn, zitiert nach Hahn 1976). Døving & Belghaug (1977) stellten eine lineare Abhängigkeit der Frequenz der induced waves des Seesaiblings, *Salmo alpinus*, von der Temperatur des Bulbus olfactorius fest. Eine Temperaturänderung von z.B. 5°C hatte eine Frequenzänderung von ca. 3 Hz zur Folge.

Beim Zwergwels ergaben die Duftqualitäten L-Methionin, L-Alanin bzw. L-Cystein keine signifikanten Unterschiede zwischen den mittleren Frequenzen $\bar{f}_L$ bzw. $\bar{f}_H$ der induced waves. Signifikante Unterschiede zwischen den $\bar{f}_L$ - bzw. $\bar{f}_H$ -Werten wurden nur bei männlichen Empfängertieren bei Reizung mit Tankwasser männlicher gegen Tankwasser weiblicher Artgenossen sowie gegen Aminosäuren nachgewiesen (Abb. 14 B).

Nach dem Reiz kann die Frequenz der induced waves von Zeitabschnitt zu Zeitabschnitt variieren (= Frequenztrend; Hara, Freese & Scott 1973, Døving, Enger & Nordeng 1973, Kaji, Satou, Kudo, Ueda & Gorbman 1975, Satou & Ueda 1975). Satou & Ueda (1975) nehmen an, daß diese Frequenzdrift gesetzmäßig und duft-

stoffspezifisch sein könnte. In der vorliegenden Arbeit wurden gesetzmäßige Frequenzveränderungen nach dem Reiz tatsächlich nachgewiesen (Abb. 16, Tab. 1, S. 14). Frequenzrends der Banden f_L und f_H waren geschlechtsspezifisch (nur weibliche Empfänger-tiere) und ihre Stärke und Richtung von der Duftqualität (Aminosäure bzw. Duftwasser von Artgenossen) abhängig.

D. 5. Abhängigkeit der induced waves vom Geschlecht des

Empfängertieres wurde in der vorliegenden Arbeit erstmals nachgewiesen, vielleicht, weil bisher in aller Regel bei elektro-physiologischen Untersuchungen des Bulbus olfactorius nicht auf das Geschlecht des Empfänger-tieres geachtet wurde. Bei Männchen und Weibchen zeigen sich signifikante Unterschiede in den mittleren Frequenzen $\bar{f}_L$ und $\bar{f}_H$ (Abb. 13) und in deren gesetzmäßiger Drift von Zeitabschnitt zu Zeitabschnitt der Reizantwort (Tab. 1, S. 14). Die Unterscheidbarkeit der Frequenzbanden f_L bzw. f_H war bei allen geprüften Duftqualitäten nur bei männlichen Empfänger-tieren ausgeprägt (Abb. 14 A und B). Dabei sind die Unterschiede zwischen den $\bar{f}_H$ untereinander größer als zwischen den $\bar{f}_L$ untereinander. Bei weiblichen Empfänger-tieren zeigt sich nur zwischen den $\bar{f}_H$ auf die Duftqualitäten ♂-Tankwasser gegen Aminosäuren ein geringer, nicht signifikanter Unterschied ($p = 0.1$, Abb. 14 A). Weibliche Zwergwelse weisen im Gegensatz zu männlichen bei Reizung mit Aminosäuren einen negativen, bei Reizung mit Tankwasser von Artgenossen einen positiven Trend der mittleren Frequenzen in der Reizantwort auf. Die Trends auf Reizung mit Q- bzw. ♂-Tankwasser wurden wegen zu geringen Datenmaterials nicht getrennt behandelt. Es könnte sein, daß Q- und ♂-Tankwasser unterschiedlich starke positive Trends hervorrufen, die bei Auswertung größerer Datenmengen nachweisbar wären.

D. 6. Neuronale Grundlagen der induced waves. Die Entstehung der induced waves ist noch weitgehend unbekannt. Beim Kaninchen sind mindestens zwei virtuelle Generatoren an ihrer Entstehung beteiligt, einer über und einer unterhalb der Mitralzellschicht (v. Baumgarten, Green & Mancina 1962). Die jüngste Hypothese über den Entstehungsmechanismus der induced waves beim Säuger besagt, daß die negativen Rückkopplungen zwischen Populationen erregter sekundärer Neurone und Populationen inhi-

bitorischer Interneurone ein schwingendes System darstellen (Rall & Shepherd 1968, Freeman 1974). Diese Hypothese ähnelt dem Konzept des "inhibitory phasing", das von Andersen & Eccles (1962) für die Rhythmusbildung der Relaisneurone im Thalamus der Katze vorgeschlagen wurde. Die dort ausgelösten Wellen sind mit wiederholten kurzdauernden, erregenden postsynaptischen Potentialen und langdauernden, rekurrenten, inhibitorischen postsynaptischen Potentialen in thalamocorticalen Relaiszellen verknüpft. Das "inhibitory phasing" gilt heute als bevorzugte Hypothese für die Entstehung von Oszillationen in Neuronenpopulationen (Spencer 1977). Satou & Ueda (1978) halten den "inhibitory phasing mechanism" aufgrund der Ableitung oszillierender Membranpotentiale von Mitralzellen verschiedener Wirbeltierklassen, speziell von Amphibien, für erwiesen (Guselnikova & Guselnikov 1975, Mori & Takagi pers. Mitteil. an Satou & Ueda 1978). Da die neuronale Organisation im Fischbulbus in ihrem grundlegenden Aufbau der bei den Säugern ähnelt (Andres 1970, Ichikawa 1976, Shepherd 1972), kann ein "inhibitory phasing" auch für den Fischbulbus angenommen werden. Oszillationen setzen eine Synchronisation der Aktivität vieler Neurone voraus (Spencer 1977). Dafür spricht die Beobachtung, wonach beim Zwergwels die Duftreizung zunächst eine Spikeantwort der Bulbusneurone bewirkt, während die induced waves erst 1-2.5 sec später einsetzen.

Von Oshima & Gorbman (1966) sowie Satou (1971 und 1974) wurden am Bulbus olfactorius verschiedener Knochenfische jeweils 2 Frequenzkomponenten beschrieben. Auch beim Zwergwels wurden 2 verschiedene Frequenzbanden (f_L und f_H) nachgewiesen. Die Vermutung liegt nahe, daß für diese 2 Schwingkreise verantwortlich sind, wobei beim Zwergwels einer mit ca. 5 Hz, der andere mit ca. 9 Hz oszilliert.

Eine strenge Phasenbindung der Entladungsrate der Neurone zu den induced waves wurde für einen Knochenfisch erstmals in der vorliegenden Arbeit nachgewiesen (Tab. 5, S. 20, Abb. 25 mit 27). Sie ist viel stärker als dies beim EEG der Säuger die Regel ist (Adey 1970).

Nach Ausschalten der efferenten Kontrolle mit der Durchtrennung des Tractus olfactorius fällt die Bande f_L weg (Abb. 17 mit 19;

Oshima & Gorbman 1966, Satou 1971), die im intakten Zustand beim Zwergwels ca. 1.5 sec später auftritt als f_H . Auch der höherfrequente Schwingkreis wird durch die Durchtrennung beeinflusst, denn im Fourierspektrum weist die nun erhöhte und gleichzeitig schmalere Bande auf eine verstärkte Synchronisierung hin (Abb. 19).

Auch der Tractus olfactorius muß als Generator oszillierender Potentiale in Betracht gezogen werden. Satou & Ueda (1978) leiteten vom Tractus olfactorius des Karpfens Wellen ("olfactory tract waves") ab, die frequenzgleich mit den induced waves vom Bulbus olfactorius waren, sich aber in der Polarität von diesen unterschieden. Ein Vergleich der Frequenzspektren der Wellen vom medialen (MOT) und lateralen Tractus olfactorius (LOT) sowie vom Bulbus olfactorius desselben Versuchstieres zeigt übereinstimmende Gipfel bei 8.3 Hz (Satou & Ueda 1978, Fig. 3 B). Eine Behandlung des Tractus olfactorius mit Tetrodotoxin brachte die Traktuswellen lokal zum Verschwinden, beeinflusste die Bulbuswellen jedoch nicht. Nach Meinung der Autoren wird damit ausgeschlossen, daß es sich bei den Traktuswellen um elektronisch fortgeleitete Wellen aus dem Bulbus olfactorius handelt. Unspezifische Wirkungen des Tetrodotoxins (z. B. lokale Leitfähigkeitsänderungen durch Wirkung auf Gefäße) könnte dieses Ergebnis ebenso erklären.

Bei Satou & Ueda (1978) wird nur eine Frequenzbande der induced waves aus dem Bulbus olfactorius erwähnt. Das Fehlen der 2. Bande wird nicht diskutiert. Wahrscheinlich handelt es sich bei der vorliegenden Frequenzkomponente um f_H . Die Autoren hatten nämlich, um efferente Einflüsse zu eliminieren, bei allen Versuchstieren beide olfaktorische Trakte durchtrennt, was - wie in dieser Arbeit - den Wegfall von f_L zur Folge hat. Außerdem stimmen die Frequenzangaben der induced waves vom Bulbus olfactorius bei Satou & Ueda (1978) mit den in einer früheren Arbeit am Karpfen (Satou 1971) für f_H (5-25 Hz) gefundenen Werten überein. Bei so vielen Unsicherheiten ist es derzeit kaum möglich anzugeben, welche Rolle der Tractus olfactorius bei der Entstehung der induced waves beim Karpfen spielt.

Den Traktuswellen (Gipfelfrequenz 8.3 Hz) vom MOT bzw. LOT sind rhythmische Bursts von Spikeentladungen der LOT- bzw. MOT-Fasern aufgelagert (Satou & Ueda 1978). In Übereinstimmung damit

wurden von myelinisierten LOT-Fasern des Zwergwelses langdauernde (42-210 msec) Bursts abgeleitet, deren Intervalle zwischen 35-630 msec, im Mittel bei 118 msec ($\approx 8.5 \text{ sec}^{-1}$) lagen und deren Spikeentladungsrate außerordentlich hoch ($327-483 \text{ sec}^{-1}$) war (R. Wieser 1979, S. 46). Aufgrund dieser Befunde kann die Entstehung der Traktuswellen durch Summation von Aktionspotentialen vieler synchronisierter, sich rhythmisch entladender myelinisierter Traktusfasern in Betracht gezogen werden. Als alternative Hypothese kommt die Summation von Spikes vieler synchronisierter unmyelinisierter Traktusfasern in Frage. Diese liegen beim Zwergwels in großer Zahl ($5-8 \cdot 10^4$) vor allem im MOT vor (nur ca. 2000 im LOT), und ihre Spikes dauern 1.2-6 mal länger als die myelinisierter Traktusfasern (R. Wieser 1979). Ferner finden sich im MOT des Zwergwelses Neurone unbekannter Funktion (R. Wieser 1979), die vielleicht an der Erzeugung von Oszillationen beteiligt sein könnten. Eine Erklärung der Traktuswellen durch elektrotonische Ausbreitung von im Bulbus entstandenen induced waves erscheint jedoch weiterhin als wahrscheinlichste Hypothese.

Zusammenfassend läßt sich aus den Ergebnissen bei Knochenfischen (speziell bei Karpfen und Zwergwels) folgern: Vom Bulbus und vom Tractus olfactorius können langsame Wellen abgeleitet werden, deren Generatoren unbekannt sind. Möglicherweise sind für die Komponente f_H der Bulbuswellen Oszillationen von Membranpotentialen sekundärer Neurone verantwortlich. Zwischen den Bulbuswellen und den Neuronenentladungen besteht beim Zwergwels eine starke Phasenbindung. Diese Beziehung zeigt, daß die nachgewiesenen Oszillationen der Membranpotentiale von Mitralzellen (Guselnikova & Guselnikov 1975) für die Entstehung der induced waves verantwortlich sein können. Da die induced waves 1-2.5 sec später als die Spikeantwort einsetzen, kann während dieser Latenzzeit die zur Erzeugung von Oszillationen erforderliche Synchronisation der Neuronenaktivität (Spencer 1977) stattfinden. Ungeklärt bleiben mögliche wechselseitige Einflüsse zwischen Bulbus- und Traktuswellen. Steuernde Einflüsse - zumindest auf den niederfrequenten Schwingkreis f_L im Bulbus olfactorius - gehen wahrscheinlich von höheren olfaktorischen Zentren und/oder vom contralateralen Bulbus olfactorius aus. Diese sind über efferente Fasern mit Interneuronen des ipsilateralen Bulbus olfactorius verbunden.

E ZUSAMMENFASSUNG

1. Im Bulbus olfactorius von 16 Zwergwelsen wurden Elektroden chronisch implantiert, mit denen induced waves und Aktionspotentiale gleichzeitig abgeleitet werden konnten. Der mit Succinyl leicht immobilisierte Fisch befand sich in einem wasserdurchströmten Becken, in welches mittels eines Olfaktometers reproduzierbare Mengen Duftwasser 2 sec lang eingeleitet wurden.

2. Als Reiz dienten abwechselnd 3 verschiedene Aminosäuren (AA), pheromonhaltiges Tankwasser von einzeln gehaltenen männlichen (σ -TW) bzw. weiblichen Artgenossen (φ -TW) sowie menschliches Handspülwasser (HR).

3. 55 Datensätze (1 Datensatz = ca. 7 Einzelreizantworten mit Referenzperioden) von auf Reizung erhaltenen induced waves wurden ausgewertet. Pro Einzelreizantwort mit Referenzperiode wurde für jeden von 5 bzw. 6 Zeitabschnitten (Abb. 4) ein Frequenzspektrum berechnet. Pro Zeitabschnitt wurden alle Frequenzspektren eines Datensatzes gemittelt. Die Mittelwertskurven weisen in der Regel 2 Frequenzbanden, f_L und f_H , mit den Mittelwerten $\bar{f}_L \approx 5$ Hz und $\bar{f}_H \approx 9$ Hz auf.

4. Die Trennung der Ergebnisse für männliche und weibliche Empfängeriere erbrachte erstmals den Nachweis geschlechtsspezifischer Eigenschaften der induced waves: a) $\bar{f}_L$ bzw. $\bar{f}_H$ sind bei Weibchen stets größer als bei Männchen (Signifikanz s. Abb. 13). b) Nur bei Weibchen zeigen f_L und f_H nach dem Reiz bei AA-Reizung eine Drift zu niedrigerer Frequenz (-0.55 Hz), bei TW-Reizung eine Drift zu höherer Frequenz (1.31 Hz). c) Nur bei den Männchen unterscheiden sich die $\bar{f}_H$ in Reizantworten auf AA, σ - und φ -TW jeweils signifikant voneinander sowie bei $\bar{f}_L$ in Reizungen auf AA und φ -TW (Abb. 14 B).

5. In einem Experiment wurde der Tractus olfactorius durchtrennt, was - in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Oshima & Gorbman (1966) sowie Satou (1971) - zum Wegfall der Komponente f_L führt.

6. Von 13 spontanaktiven Bulbusneuronen (vermutlich Mitralzellen) wurden 54 Datensätze (1 Datensatz = ca. 6 Einzelreizantworten mit Referenzperioden) erhalten. Pro Datensatz wurden die Entladungsraten gemittelt ($\Rightarrow$ Peristimulushistogramme). Die Klassifizierung der Peristimulushistogramme ergab: 78 % der Antworten zei-

gen Erregungen (E) und/oder Suppressionen (S), wobei sich 9 verschiedene Antwortmuster unterscheiden lassen, die in 1-5 zeitliche Abschnitte unterschiedlicher Dauer und Intensität zerfallen (Tab. 2, S. 16). Das Muster E S E trat mit 33.3 % am häufigsten auf. Die Bevorzugung einer bestimmten Reizqualität ließ sich dabei nicht nachweisen. Reine E konnte nur von σ -TW, reine S in keinem Fall von σ -TW ausgelöst werden. Über die Abhängigkeit bestimmter Muster von der Reizqualität kann keine endgültige Aussage gemacht werden. Die E- bzw. S-Periodendauern liegen im sec-Bereich (Abb. 21). Im Zeitbereich von mehreren 100 msec erfolgt die Entladung der Neurone synchron mit den induced waves (Tab. 5, S. 20). Eine weitere zeitliche Auflösung im msec-Bereich zeigt, daß Bursts hoher Frequenz auftreten können (Tab. 4, S. 18).

7. Die Durchtrennung des Tractus olfactorius bewirkte in einem untersuchten Neuron eine Veränderung der spontanen Entladungsrate wie auch des Antwortmusters (Tab. 4, S. 18).

8. Die induced waves setzten nach dem Reiz meist 1-2.5 sec später ein als die Spikeantworten. Einzelspikes und Bursts von 10 untersuchten Neuronen traten zu 70 % während der von positiv nach negativ gehenden Phase der induced waves auf (Tab. 5, S. 20).

9. Im Bulbus olfactorius von Knochenfischen entstehen langsame Wellen, deren Generatoren unbekannt sind. An der Entstehung der induced waves scheinen mindestens zwei - wahrscheinlich aus sekundären Neuronen und Interneuronen bestehende - Schwingkreise (f_L und f_H) beteiligt zu sein. Efferente Einflüsse wirken sich zumindest auf den niederfrequenten Schwingkreis f_L aus. Mögliche Mechanismen der Genese und Interaktion von induced waves werden diskutiert (D. 6, S. 30-33).

F A B K Ü R Z U N G E N

AA	Aminosäure
E	Erregung
F	mittlerer Fehler des Mittelwertes
f_L	Frequenzbande der induced waves mit niederer Frequenz
f_H	" " " " " höherer "
FFT	Fast Fourier Transformation
HR	menschliches Handspülwasser
L-Ala	L-Alanin
L-Cyst	L-Cytein
L-Meth	L-Methionin
p	Irrtumswahrscheinlichkeit
S	Suppression
TW	Tankwasser von männlichem (σ -TW) bzw. weiblichem (φ -TW) Spenderfisch

G ERIÄUTERUNGEN ZU DEN A B B I L D U N G E N

Abb. 1: Abschmelzvorrichtung für chronische Ableitelektrode: Ein Bügel aus Heizspiraldraht wurde an einem Mikromanipulator angebracht. An seine Biegung wurde ein der Länge nach zur Hälfte aufgeschliffenes Messingröhrchen (0.8 mm Innendurchmesser, 3 mm Länge) als Elektrodenführung und -halterung angelötet. Als Fixierungsmittel diente Bienenwachs. Dieses wurde zur Ablösung der Elektrode durch den Heizstrom zum Schmelzen gebracht. B = Bienenwachs, E = Elektrode, H = Heizdraht, L = Lötstelle, M = halbiertes Messingröhrchen.

Abb. 2: Blockschaltbild der Versuchsanordnung: AE = Ableitelektrode, EB = Experimentierbecken, FM = Frequenzmodulations-Adaptor (ermöglicht die Aufzeichnung niederfrequenter Schwingungen ab 0 Hz mit Tonbandgerät TB), KO = Oszillograf, OM = Olfaktometer, SM = Schrittmotor, St = elektronische Schrittmotorsteuerung, TB = Tonbandgerät, Tr. = Trigger, VV = Vorverstärker.

Abb. 3: Versuchsbecken und Apparatur zur Duftwasserreizung (nicht maßstabsgetreu). A = Wasserablauf, AB = Auffangbecken, AE = Ableitelektrode, AL = Ablauf über Baumwollappen, AW = Atemwasser, D, D₁, D₂ = Duftwasserbehälter, Di = Diffusor, EB = Experimentierbecken, F = Faradaykäfig, FI = chronisch implantierter Fisch in seiner Röhre, H = Glashahn, K = Kühlwasser, L = Belüftung (Perlator), MH = Mehrwegehahn, S = Schlauchklemme, SK = Schlangenkühler, T₁, T₂, T₃ = Thermometer, Ü = Überlauf, VG = Vorratsgefäß, VV = Vorverstärker, W = Frischwasser, Pfeile: Fließrichtung des Wassers.

Abb. 4: Einteilung eines Originalüberlaufes von induced waves in 6 Zeitabschnitte (1. bis 6.) von je 2500 msec Dauer. Der 1. Zeitabschnitt dient als Referenzperiode, 2. bis 6. liegen im Antwortzeitraum. Reizzeitpunkt: 4000 msec; 1. 0-2500, 2. 4000-6500, 3. 5500-8000, 4. 8000-10500, 5. 11000-13500, 6. 17500-20000 msec.

Abb. 5: Fourierspektren: Pro Zeitabschnitt (Abb. 4) wurden die Frequenzspektren von jeweils 6 Überläufen gemittelt, unter jeder

Mittelwertskurve ist die Streuung (2facher mittlerer Fehler des Mittelwertes) angetragen. Auf der Ordinate ist die Höhe der Frequenzbanden bzw. die der Streuung jeweils in relativen Einheiten linear aufgetragen. Als Antwort auf den Duftreiz (hier L-Methionin) treten im typischen Fall in der Mittelwertskurve 2 Hauptmaxima auf. Zeitabschnitte A: 4500-7000, B: 6000-8500, C: 9500-11000 msec.

Abb. 6: Eisendepots im Bulbus olfactorius zur Markierung des Ableitortes (Längsschnitte, Schnittdicke: 7 μ m). A: Marke (entspricht Nr. 38 in Abb. 7) in der dorsalen Glomerulaschicht (3 Neurone angefärbt). B: Marke (entspricht Nr. 40 in Abb. 7) am unteren Rand der dorsalen Glomerulaschicht. M = Marke, Ax = Axon, SN = sekundäres Neuron.

Abb. 7: Mit der chronisch implantierten Elektrode markierte Ableitorte im Bulbus olfactorius (Eisendepot-Methode). Punkte = Marken, Zahlen = Versuchsnummern, wobei 26 und 26' sowie 29 und 29' Marken von bipolarer Ableitung sind; bei 36 konnten nur Spikes, bei 22, 25 und 26 nur induced waves abgeleitet werden. ON = Nervus olfactorius, OT = Tractus olfactorius. A: Schematischer Längsschnitt durch den Bulbus olfactorius, gestrichelte Linien: Grenzen der Glomerulaschicht (GL). B: Aufsicht auf die dorsale Oberfläche des Bulbus olfactorius. Gerasterte Fläche: operativ nicht zugänglicher Bereich, schraffierte Fläche: nur die in diesem zentralen Bereich liegenden Marken wurden im Längsschnitt (A) eingezeichnet.

Abb. 8: Einfluß der Duftstoffkonzentration auf die induced waves. A: Originalaufzeichnung, 0 sec: Öffnen des Duftwasserventils für 2 sec, Pfeil: Duftwasserfront erreicht Nase des Fisches. B - F: Fourierspektren; B: 50-2550 msec (Referenzperiode), ab C: Antwortzeitraum; C: 4500-7000, D: 6000-8500, E: 8000-10500, F: 17500-20000 msec.

Abb. 9: Häufigkeitsverteilung der mittleren Frequenzen (f) der beiden Hauptmaxima (f_L und f_H) für die induced waves von 55 Datensätzen (1 Datensatz enthält 5-10 Einzelreizantworten), Binweite 1 Hz; Frequenzmaxima über 4 Zeitabschnitte nach dem Reiz gemittelt. Oben: Duftreizung mit Aminosäuren (AA), unten: mit Tankwasser (TW) von Artgenossen. Die Ergebnisse weiblicher und männlicher Empfängertiere sind zusammengefaßt. Rechts oben über jedem Diagramm: Geschlecht der Empfängertiere/Reizqualität.

Abb. 10-12: Gegenüberstellung der f_L - und f_H -Werte aller männlichen (oben) und aller weiblichen Empfängertiere (unten); Darstellung analog Abb. 9, Abb. 10: ohne Unterscheidung der Duftqualitäten (AA und TW), Abb. 11: Stimulation mit Aminosäuren (AA), Abb. 12: Stimulation mit Tankwasser (TW).

Abb. 13: Geschlechtsspezifische Unterschiede der Empfängertiere bei den Frequenzen $\bar{f}_L$ und $\bar{f}_H$. Stimulation mit verschiedenen Duftwässern. + : Weibchen zeigen signifikant höhere Frequenzen als Männchen ($p \leq 0.05$), (+): $0.05 < p \leq 0.1$, - : Geschlechtsspezifität nicht nachweisbar ($p > 0.1$). * : Bei Männchen wurde auf Reizung mit Q-TW in keinem von 6 Fällen die Frequenzbande f_H erhalten, bei Weibchen dagegen in jedem von 6 Fällen. Somit wird der Unterschied als hochsignifikant gewertet. n: Zahl der gemittelten Reizantworten.

Abb. 14: Geschlechtsabhängige Spezifität der Frequenzen $\bar{f}_L$ und $\bar{f}_H$ bei Reizung mit verschiedenen Duftwässern. Eine Abhängigkeit der Banden f_L und f_H von der Duftqualität zeigt sich im wesentlichen nur bei männlichen Empfängertieren. Symbole wie in Abb. 13. Abb. 14 A: weibliche Empfängertiere, Abb. 14 B: männliche Empfängertiere.

Abb. 15: Fourierspektren der induced waves eines weiblichen Versuchstieres bei Reizung mit Q-TW: Die Maxima zeigen einen Trend in Richtung höhere Frequenz.

Abb. 16: Zeitliche Veränderung der beiden Frequenzbanden f_L und f_H während der 3-4 Zeitabschnitte nach dem Reiz (Abb. 4). Gestrichelte Linie: mittlere Frequenz über alle 3-4 Perioden; jedem Meßpunkt liegen Werte aus 40-150 Einzelreizantworten zugrunde. Oben: 6 Männchen, unten: 3 Weibchen als Empfängertiere. Reizung mit Tankwasser bzw. Aminosäuren.

Abb. 17-19: Veränderungen der induced waves-Spektren nach Durchtrennung des Tractus olfactorius bei einem Weibchen; Reizung mit verschiedenen Stimuli; f_L fällt überall weg, f_H tritt deutlicher hervor.

Abb. 20: Entladungsrate eines Neurons auf L-Methionin-Reizung ($2 \cdot 10^{-5}$ mol/Liter) bei einem Männchen. Oben: Das Peristimulushistogramm (Mittelung von 10 Überläufen) zeigt nach dem Reizzeitpunkt (Pfeil) keine Veränderung; unten: 2facher mittlerer Fehler des Mittelwertes zum betreffenden Zeitpunkt. Mittelwert und

Streuung sind logarithmisch aufgetragen.

Abb. 21: Peristimulushistogramme, verschiedene Typen von Antwortmustern (Darstellung wie in Abb. 20). $a = S$, $b = E$, $c = S E$, $d = E S$, $e = S E S$, $f = E S E$, $g = S E S L S$, $h = E S E S$; Definition von E und S siehe S. 15-16.

Abb. 22-24: Einfluß der Durchtrennung des Tractus olfactorius (linke Spalte vorher, rechte Spalte nachher) auf das Antwortmuster eines Bulbusneurons bei einem weiblichen Empfängertier. Oben: Spikefolgen als waagerechte Punktereihen dargestellt, a und c : Kurvenschar der Entladungsrate (linke Spalte 5 Einzelüberläufe, rechte Spalte in Abb. 22 5, in Abb. 23 8, in Abb. 24 4 Einzelüberläufe), 0-3 sec (Pfeil): Referenzperiode mit Spontanaktivität, danach Antwortzeitraum; b und d : Peristimulushistogramm (Darstellung wie in Abb. 18); Reizqualität: in Abb. 22: L-Alanin, $2 \cdot 10^{-5}$ mol/Liter, in Abb. 23: ♂-Tankwasser, in Abb. 24: ♀-Tankwasser.

Abb. 25-27: Phasenbeziehung zwischen induced waves und simultan abgeleiteten Aktionspotentialen. Schwarze Säulen: Schwankungsbreite der induced waves (Abweichung des Wellenberges von der Grundfrequenz (f_L bzw. f_H) von Überlauf zu Überlauf), darüber: schematisierte Welle. Weiße Säulen: nach oben bzw. nach unten angetragenes Häufigkeitsdiagramm der Einzelspikes; Zahl rechts: Nummer des entsprechenden Neurons. Abb. 25: f_H -Bande der induced waves; waagerechte Striche: Dauer der Bursts von Neuron Nr. 4 (s. Abb. 28); Häufigkeitsdiagramm der Einzelspikes von Neuron Nr. 3; weibliches Empfängertier, Stimulus: Handspülwasser.

Abb. 26: f_L -Bande der induced waves; Häufigkeitsdiagramme von Einzelspikes der Neurone Nr. 5, 6, 7 und 8 (s. Abb. 29); männliches Empfängertier, Stimuli: a) L-Methionin, $2 \cdot 10^{-5}$ mol/Liter, b) ♀-Tankwasser. Abb. 27: f_L -Bande der induced waves; Häufigkeitsdiagramme von Einzelspikes der Neurone Nr. 9 und 10 (s. Abb. 30); weibliches Empfängertier, Stimuli: a) L-Alanin, $2 \cdot 10^{-5}$ mol/Liter, b) L-Methionin, $2 \cdot 10^{-5}$ mol/Liter, c) ♂-Tankwasser.

Abb. 28: Gefilterte Originalaufzeichnung eines Bursts von Neuron Nr. 4 (s. Abb. 25).

Abb. 29 und 30: Gefilterte Originalaufzeichnungen von induced waves und simultan abgeleiteten Spikes der Neurone Nr. 5, 6, 7 und 8 (Abb. 29) bzw. 9 und 10 (Abb. 30). Ganz oben: Spikeantwort in stürkerer Zeitdehnung zur Veranschaulichung von Spikeform und -größe, Zahlen über den Spikes = Nummern der Neurone.

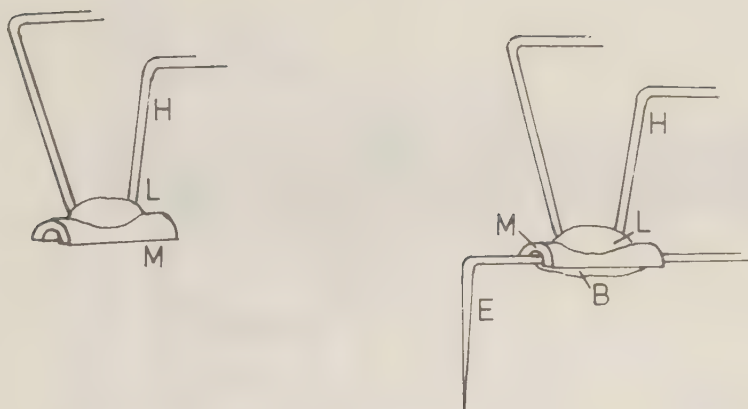


Abb. 1

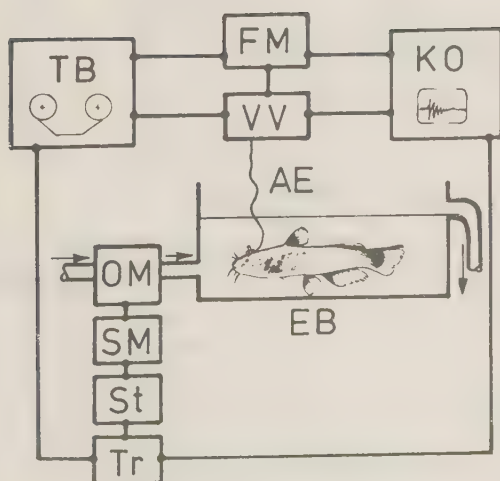


Abb. 2

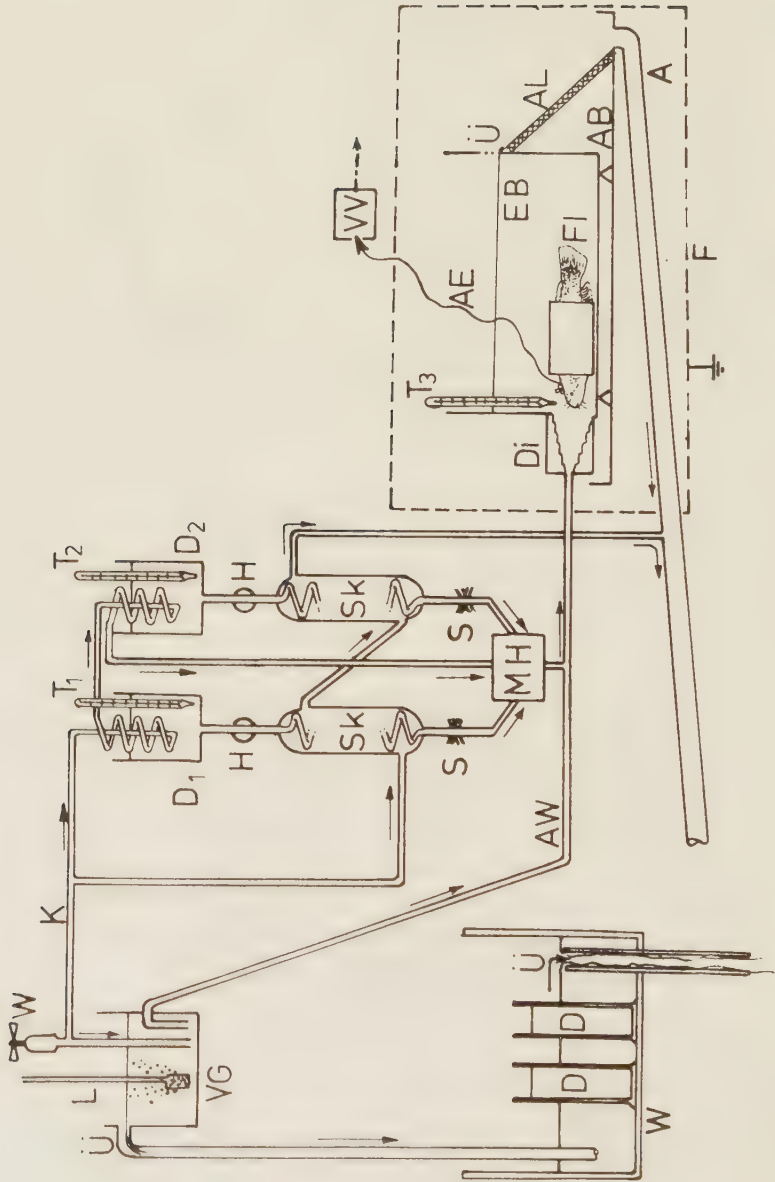


Abb. 3

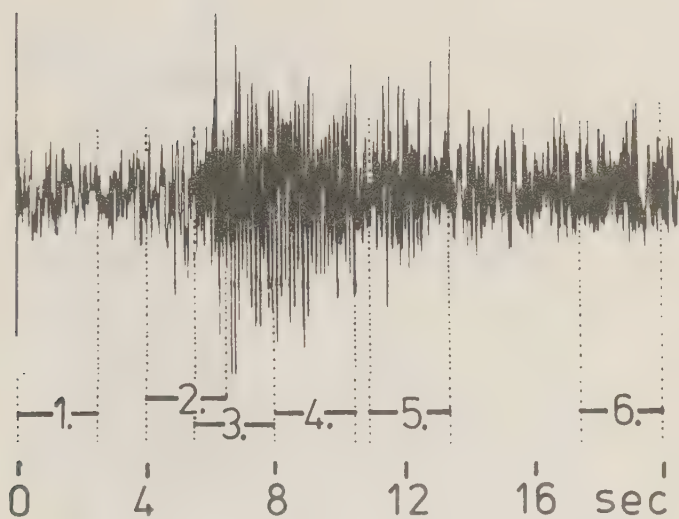


Abb. 4

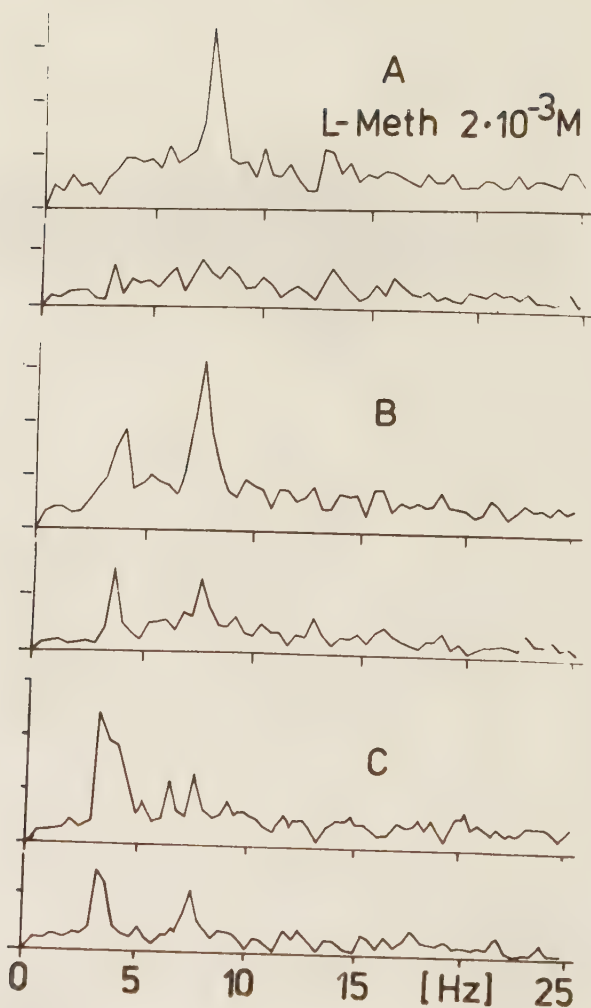
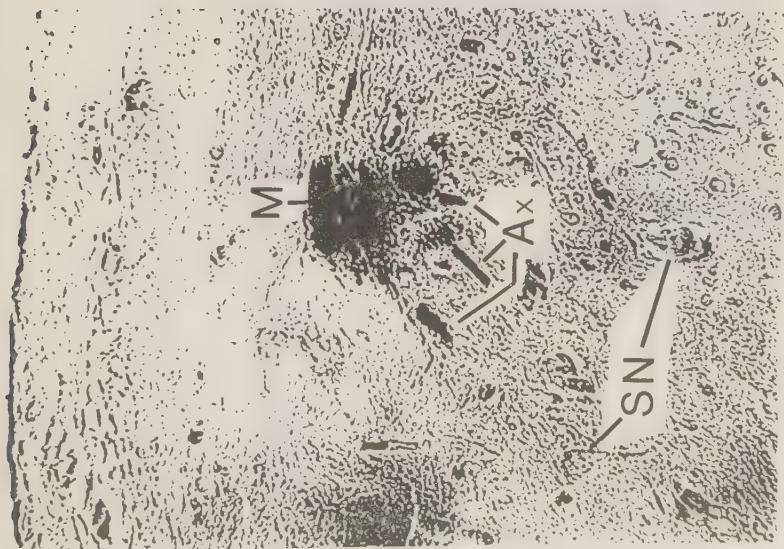


Abb. 5



A



20 μ m

Abb. 6

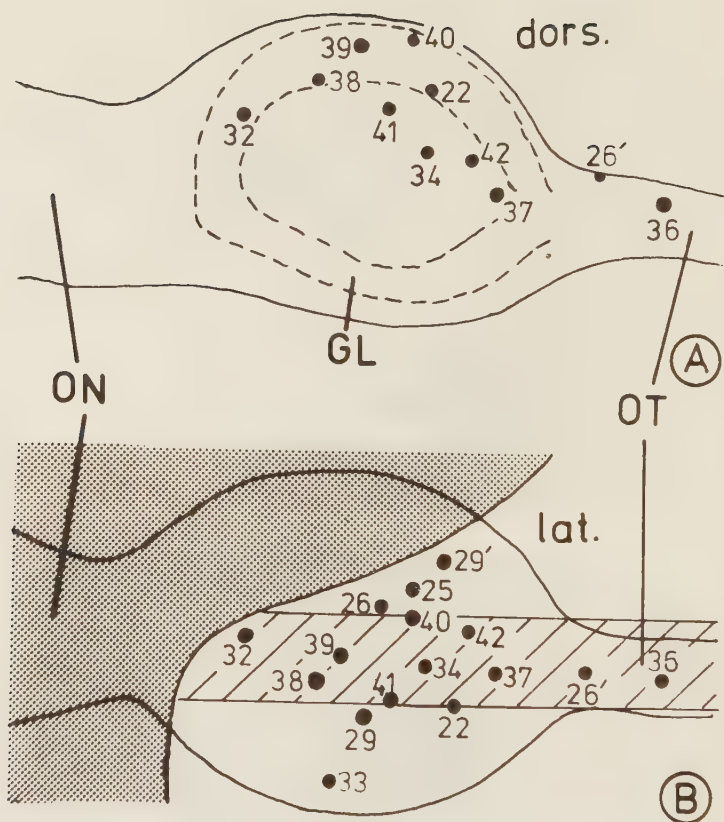


Abb. 7

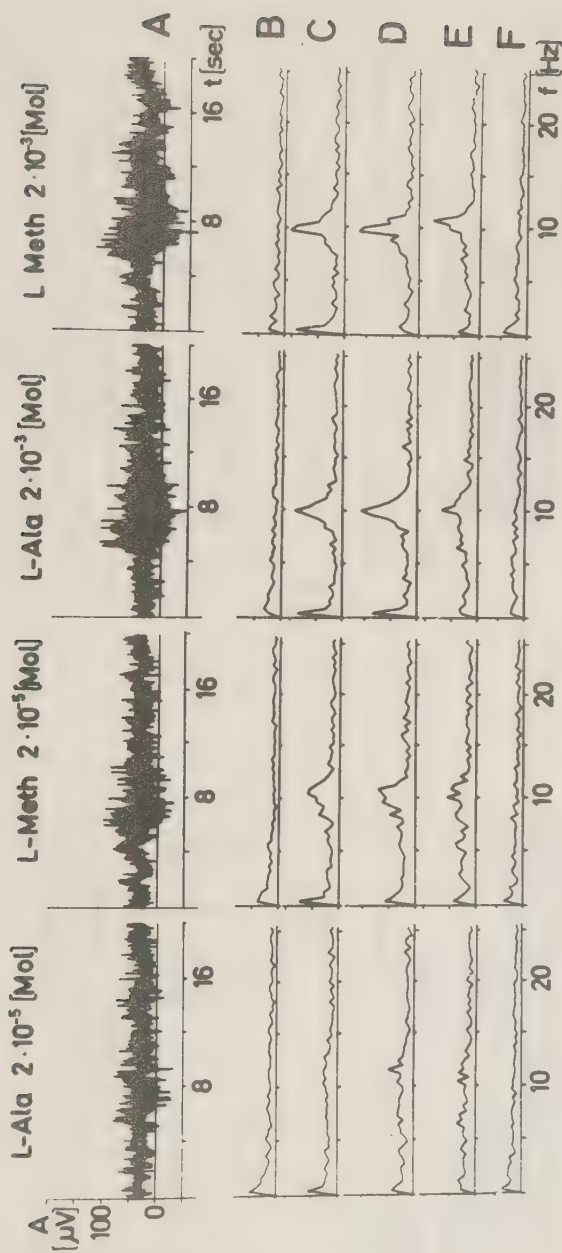


Abb. 8

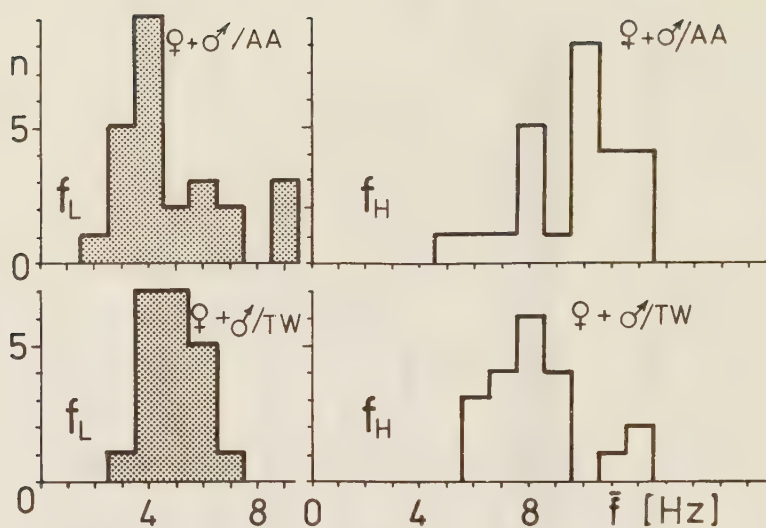


Abb. 9

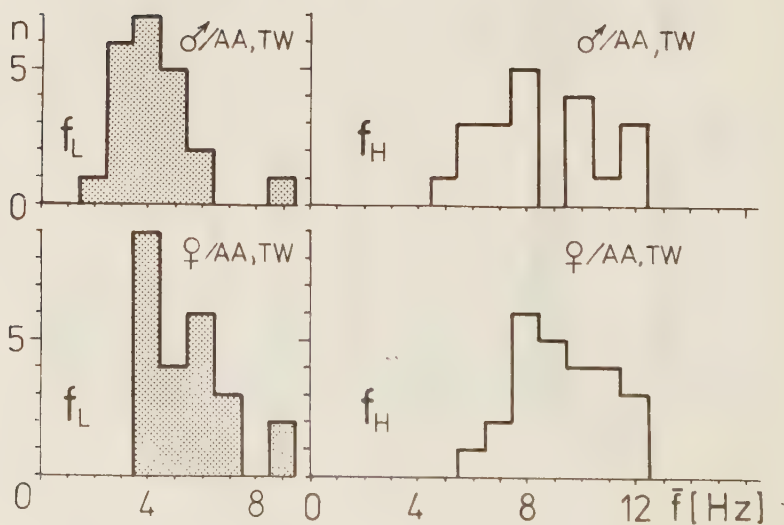


Abb. 10

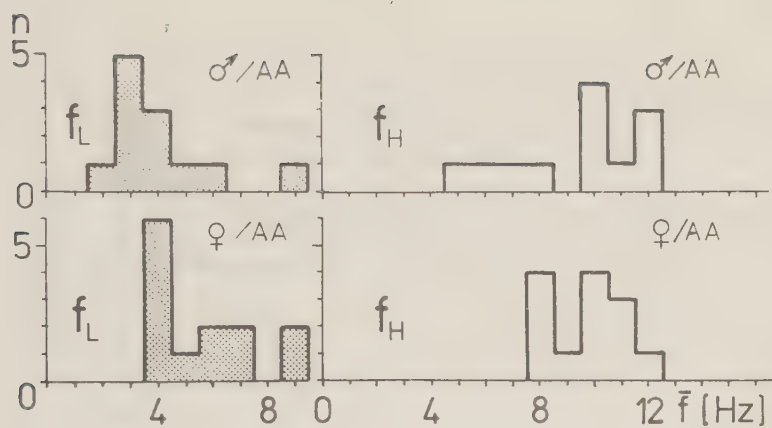


Abb. 11

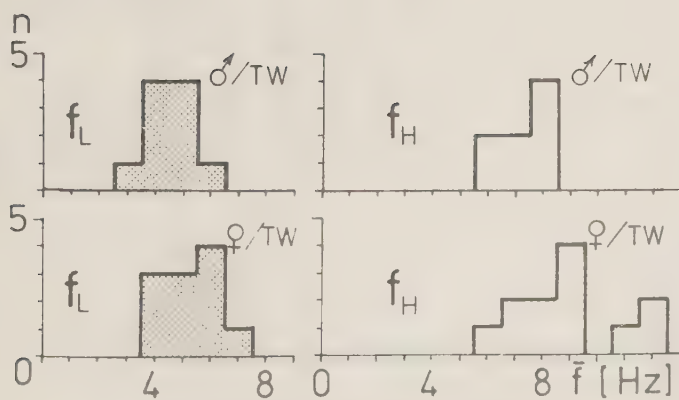


Abb. 12

$\bar{I}_L$ ♀♀ Empfängertiere

Reizqualität n $\bar{I}_L$ Hz	AA 13 5.62	TW 11 5.27	σ -TW 8 5.38	ϕ -TW 3 5.00
ϕ -TW 6 4.83	/	/	/	$p > 0.1$ —
σ -TW 4 4.00	/	/	$0.025 < p < 0.05$ +	$0.025 < p < 0.05$ +
TW 10 4.50	/	$0.05 < p < 0.1$ (+)	$0.01 < p < 0.025$ +	/
AA 12 4.08	$0.01 < p < 0.025$ +	$p > 0.1$ —	/	/

 $\bar{I}_L$ ♂♂ Empfängertiere $\bar{I}_H$ ♂♂ Empfängertiere

Reizqualität n $\bar{I}_H$ Hz	AA 13 9.69	TW 12 8.92	σ -TW 6 8.67	ϕ -TW 6 9.17	*	ϕ -TW 0 —
ϕ -TW 6 4.83	/	/	$0.025 < p < 0.05$ +	/	/	/
σ -TW 4 4.00	/	/	$0.025 < p < 0.05$ +	/	/	/
TW 10 4.50	/	$0.05 < p < 0.1$ (+)	$0.01 < p < 0.025$ +	/	/	/
AA 12 4.08	$0.01 < p < 0.025$ +	$p > 0.1$ —	/	/	/	/

 $\bar{I}_H$ ♀♀ Empfängertiere

			$\bar{f}_H$ ♀♀ Empfängertiere		
$\bar{f}_L$ ♀♀ Empfängertiere	♂-TW 8 5.38	$p > 0.1$ —	♂-TW 6 8.87	♀-TW 6 9.17	TW 12 8.92
	♀-TW 3 5.00	$p > 0.1$ —	$p = 0.1$ (+)	$p > 0.1$ —	$p > 0.1$ —
	TW 11 5.27	$p > 0.1$ —		$p > 0.1$ —	
	Reizqualität n $\bar{f}_L$ [Hz]	AA 13 5.62			
		♂-TW 8 5.38			
			$\bar{f}_H$ ♀♀ Empfängertiere		
			Reizqualität n $\bar{f}_H$ [Hz]	AA 13 9.69	♂-TW 6 8.87

Abb. 14 A

			$\bar{F}_H$ ♂♂ Empfängertiere			
			♂-TW	♀-TW	TW	Reizqualität
			8	0	8	n
			7.25	-	7.25	$\bar{F}_H$ [Hz]
			p=0.025	*	p=0.025	AA
			+	+	+	12
						9.42
				*	/	♂-TW
				+		8
						7.25
						$\bar{F}_H$ ♂♂ Empfängertiere
$\bar{F}_L$ ♂♂ Empfängertiere	♂-TW	p > 0.1				
	4	—				
	4.00					
	♀-TW	p=0.05				
	6	p = 0.1				
	4.83	(+)				
	+					
$\bar{F}_L$	TW	p > 0.1				
	10	—				
	4.50	/				
	/					
Reizqualität		AA				
n		12				
$\bar{F}_L$ [Hz]		4.08				
		♂-TW				
		4				
		4.00				
		$\bar{F}_L$ ♂♂ Empfängertiere				

Abb. 14 B

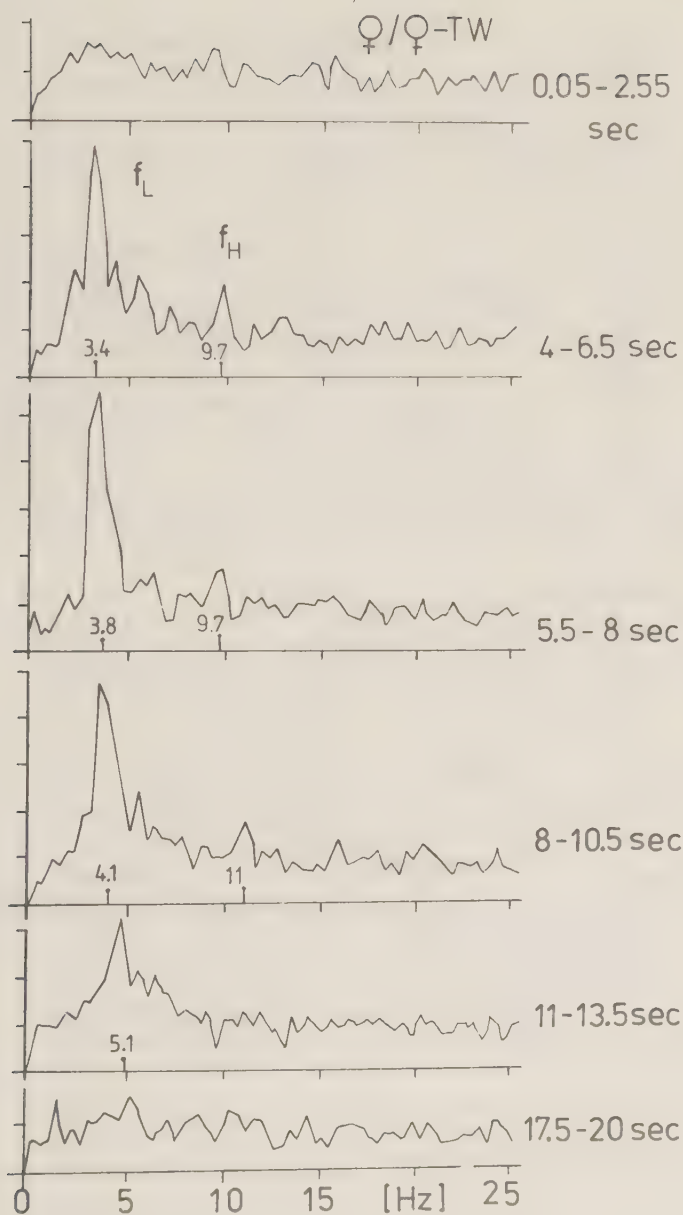


Abb. 15

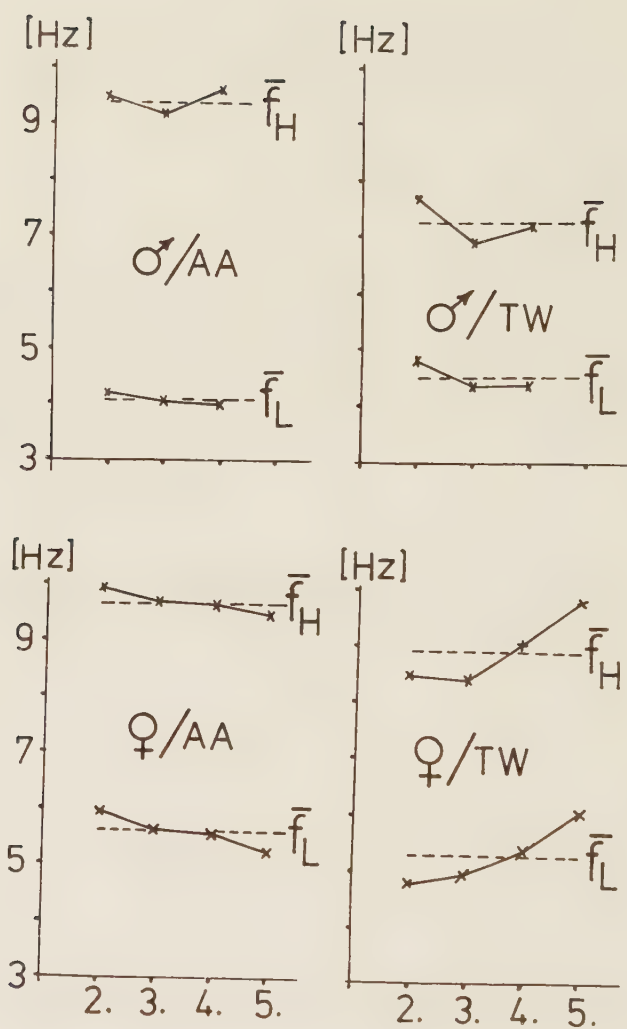


Abb. 16

L - Meth. $2 \cdot 10^{-3}$ [Mol]

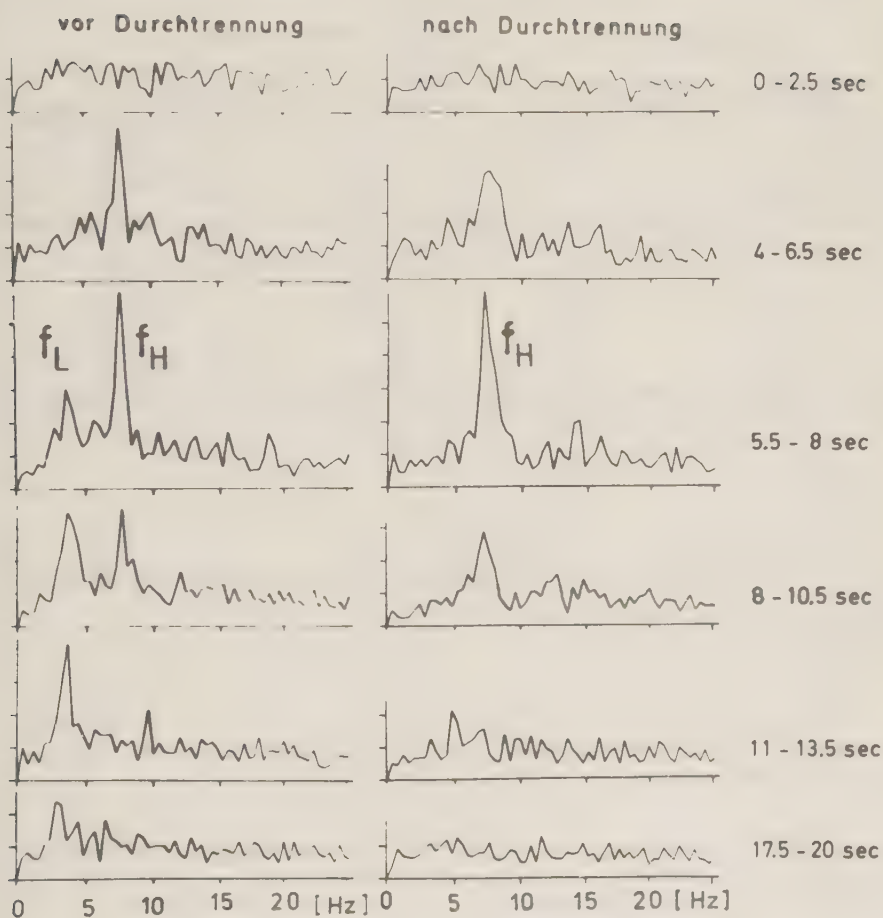


Abb. 17

♀-TW

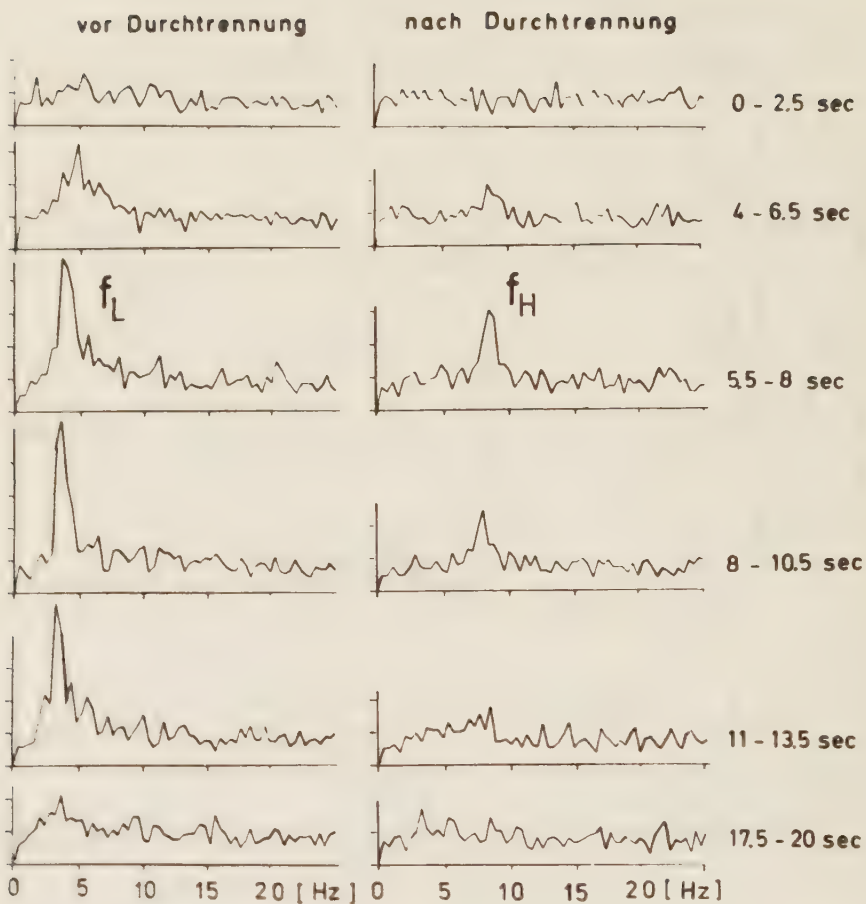


Abb. 18

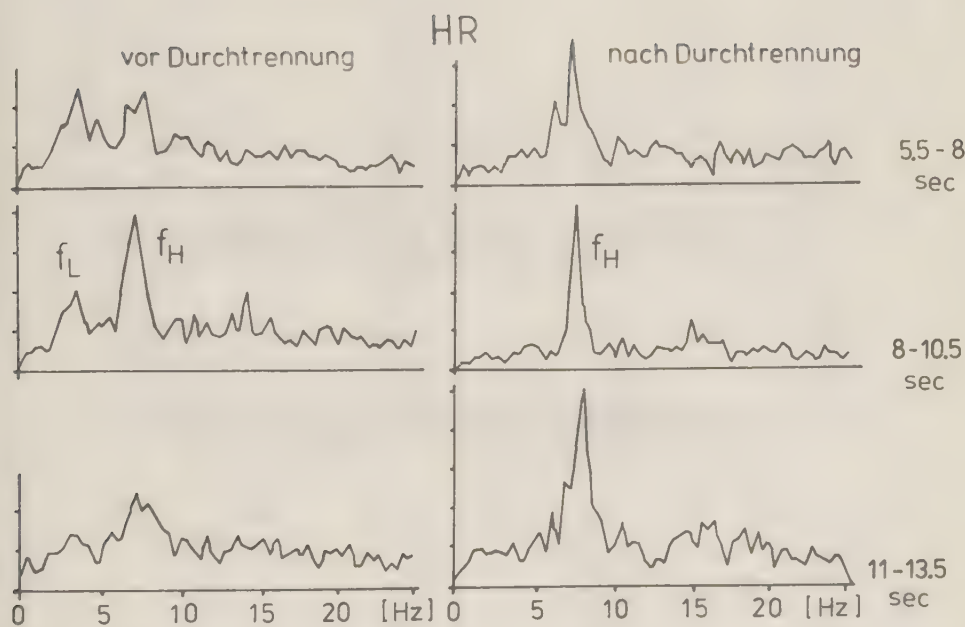


Abb. 19

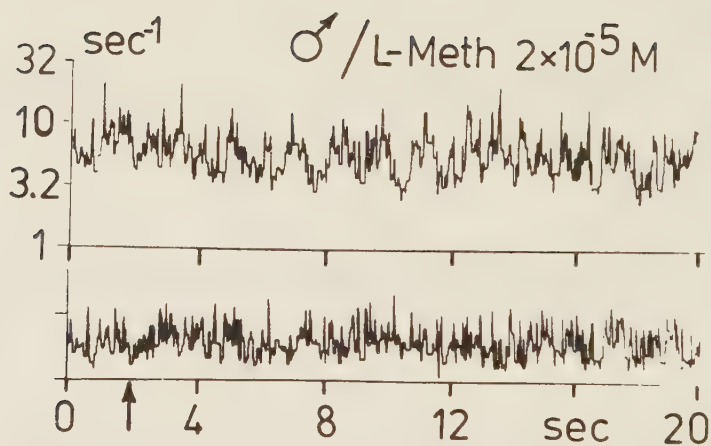
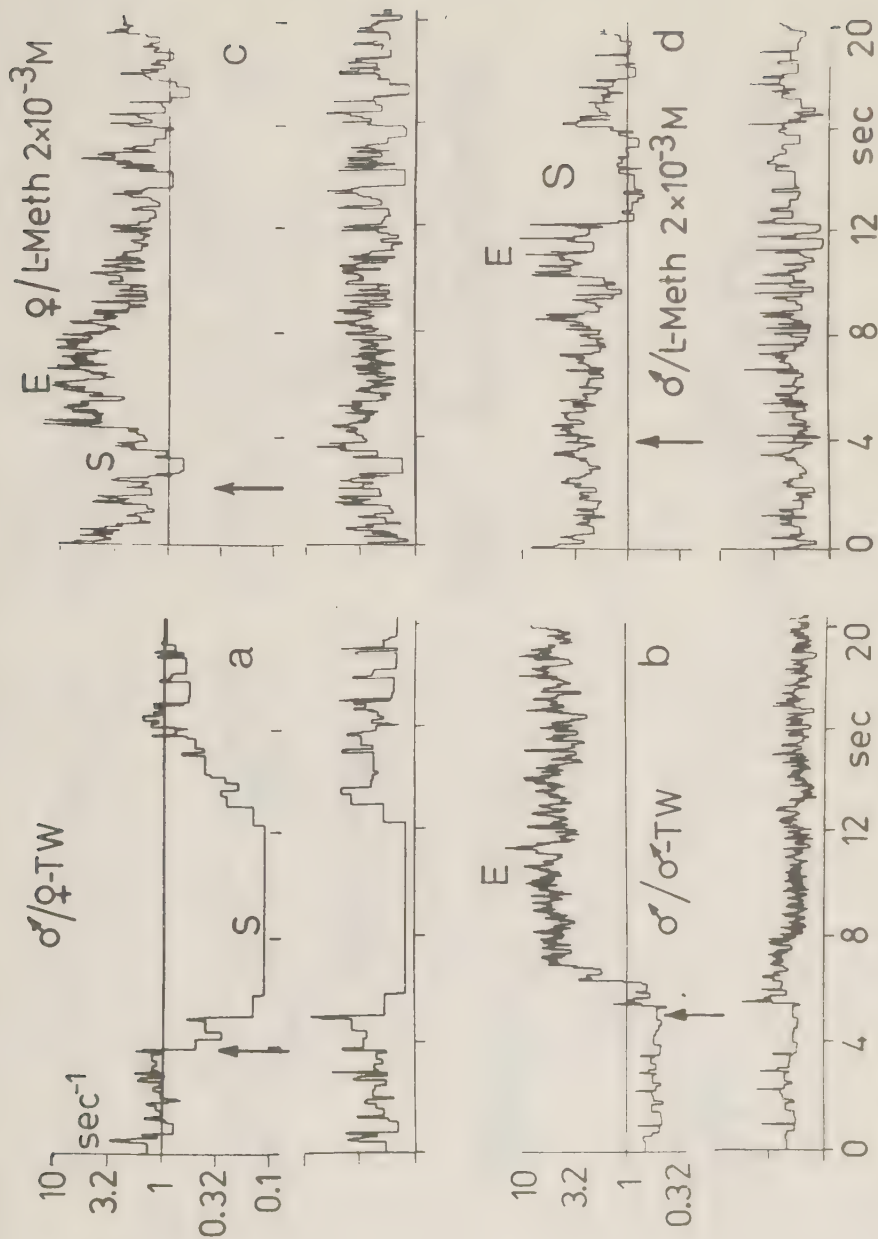
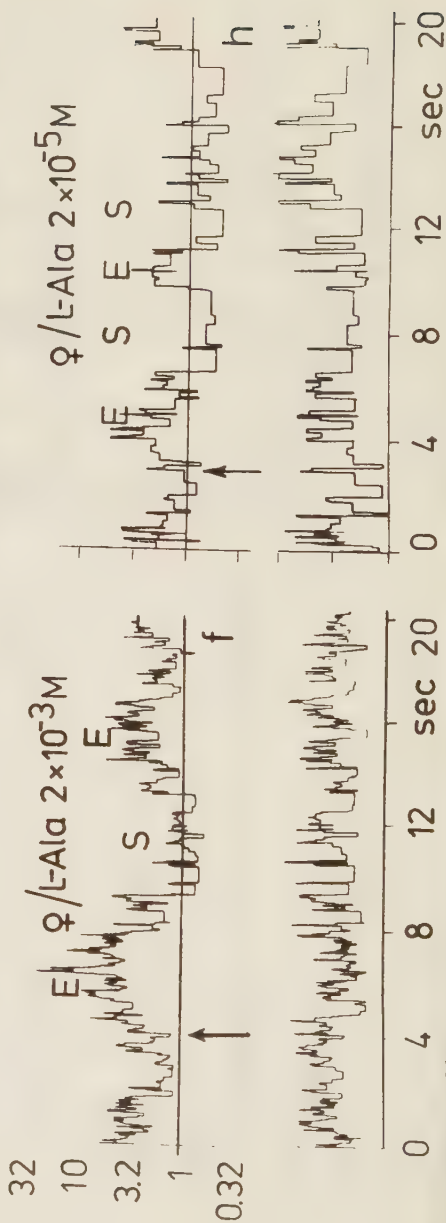
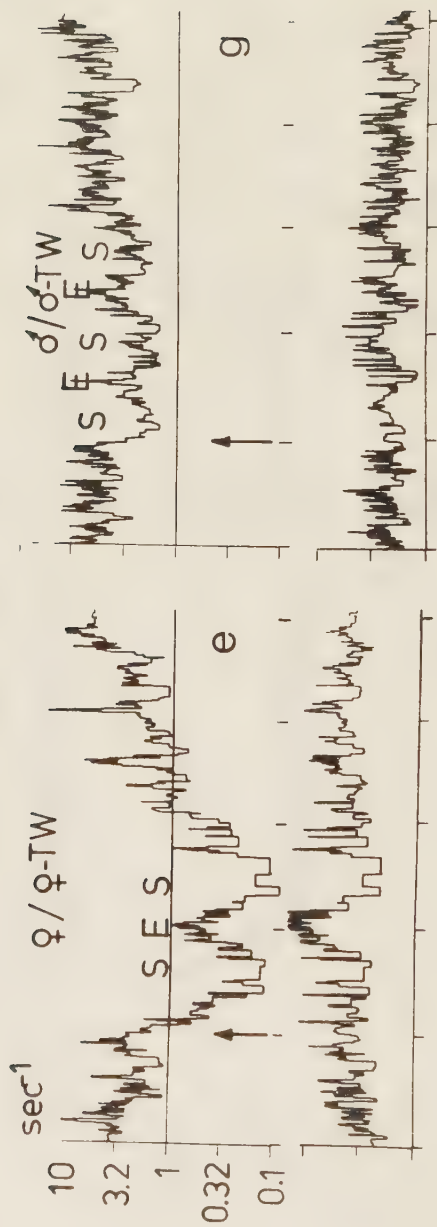


Abb. 20





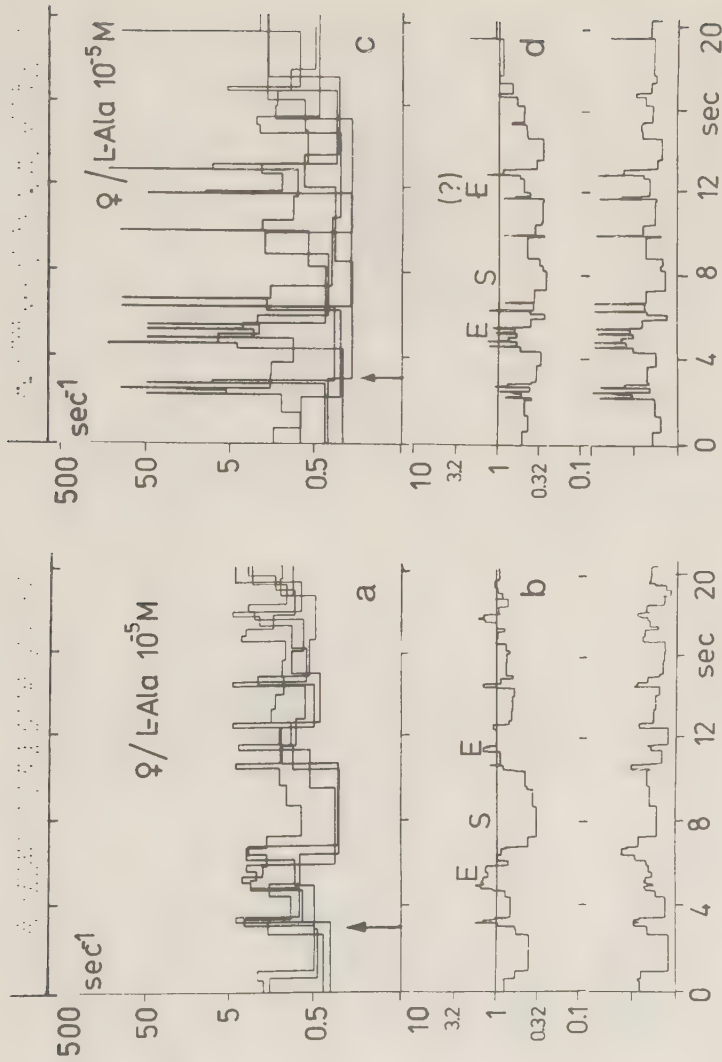


Abb. 22

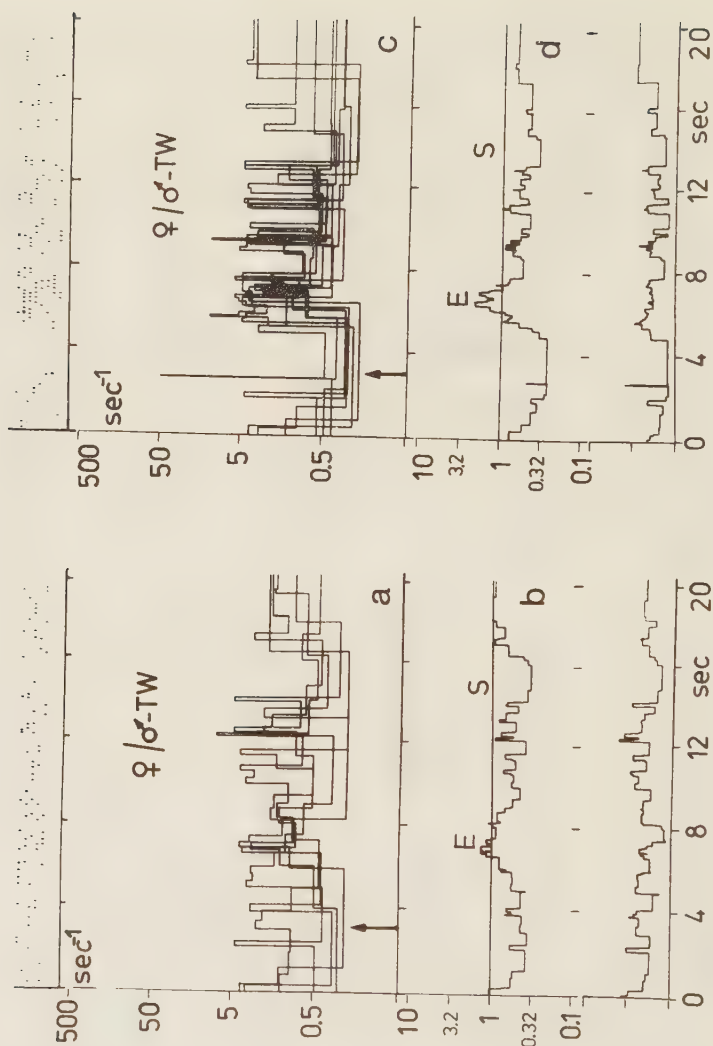


Abb. 23

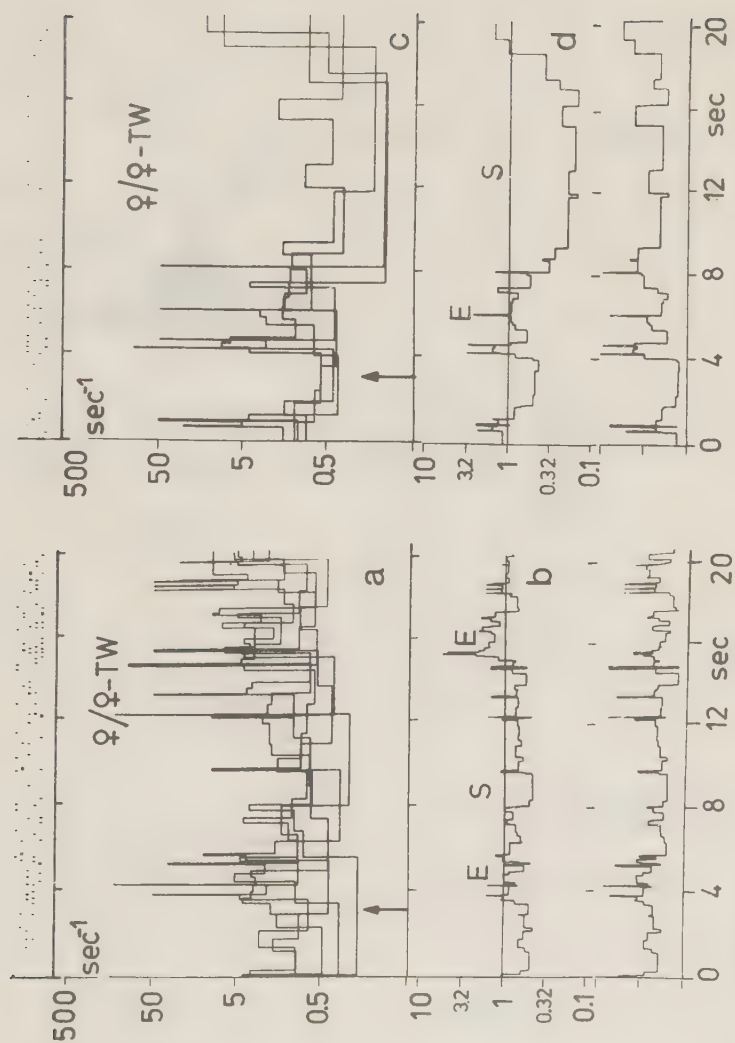


Abb. 24

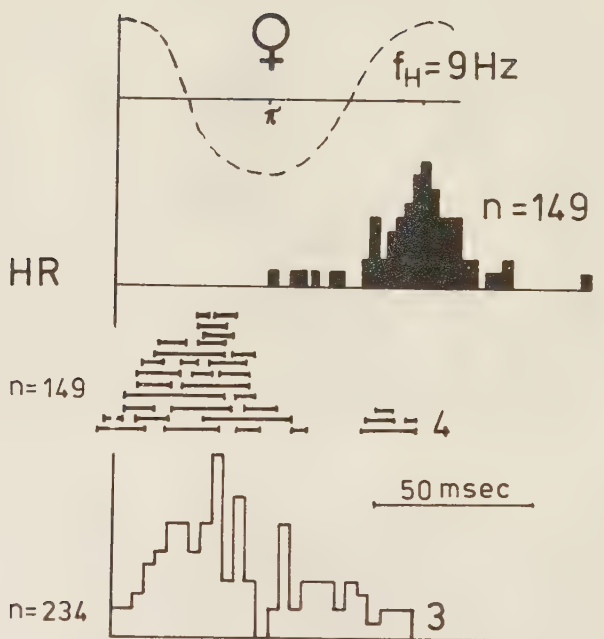


Abb. 25

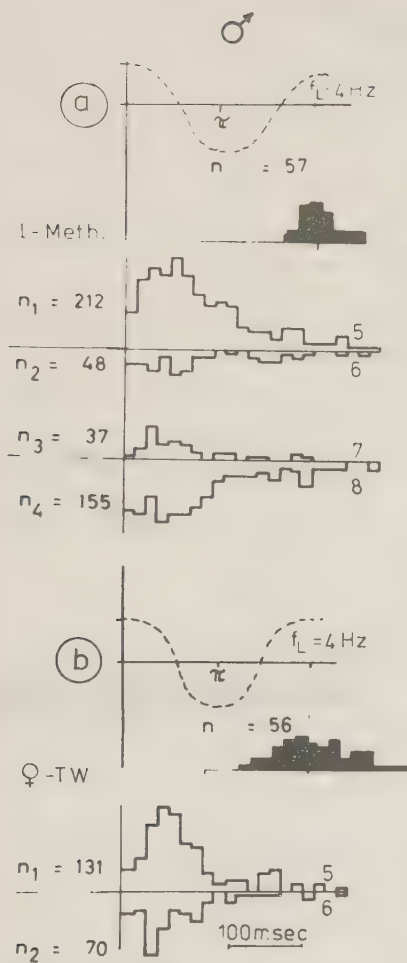


Abb. 26

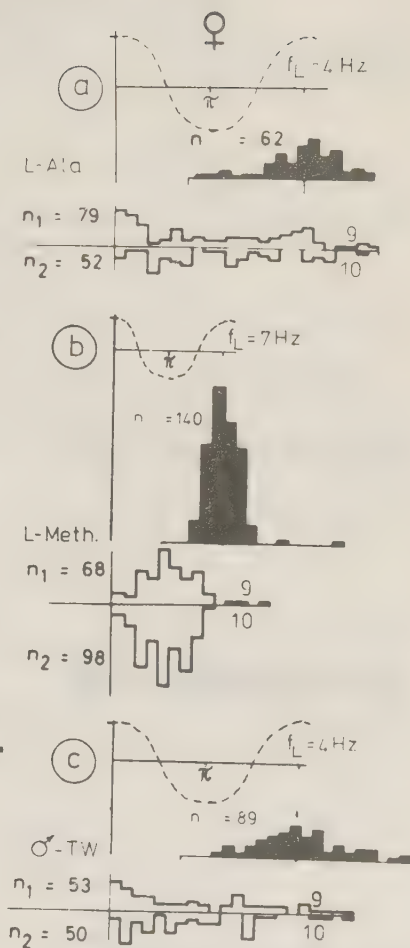
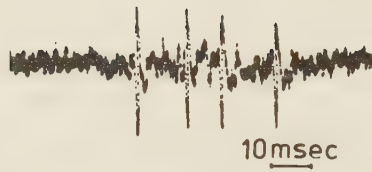
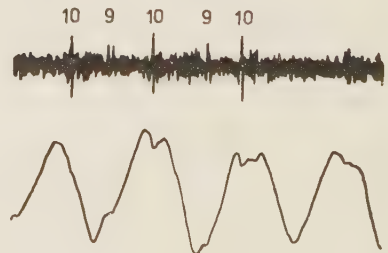
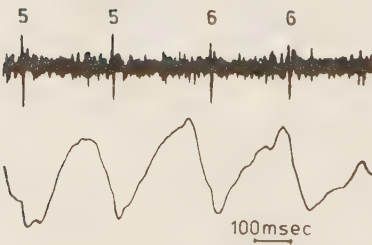
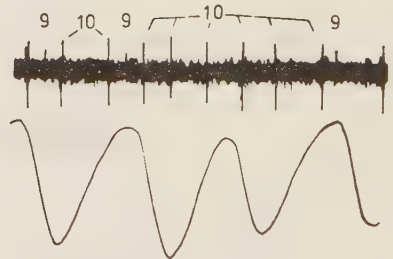
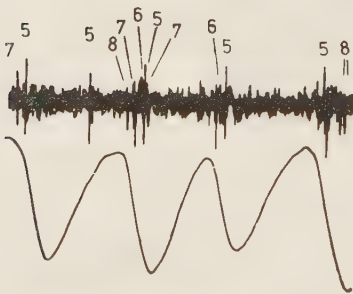
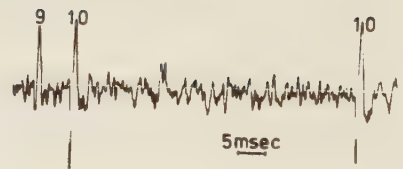
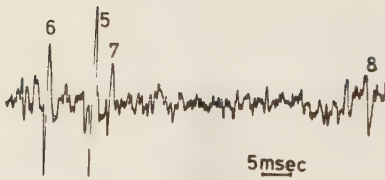


Abb. 27

Abb. 28Abb. 29Abb. 30

I T E R A T U R V E R F Ö R F Ö R M I C H N I S

- Adey W. R.: Spontaneous electrical brain rhythms accompanying learned responses. *The Neurosciences, Second Study Program: 224-243*, The Rockefeller University Press, New York (1970).
- Adrian E. D.: Olfactory reactions in the brain of the hedgehog. *J. Physiol. Lond.* 100: 459-473 (1942).
- Adrian E. D.: The electrical activity of the mammalian olfactory bulb. *Electroencephalog. Clin. Neurophysiol.* 2: 377-388 (1950).
- Andersen P. & Eccles J. C.: Inhibitory phasing of neuronal discharge. *Nature (Lond.)* 196: 645-647 (1962).
- Andres K. H.: Anatomy and ultrastructure of the olfactory bulb in fish, amphibia, reptiles, birds, and mammals. G. E. W. Wolstenholme and J. Knight (Eds.), *Ciba Found. Symp. Taste and Smell in Vertebrates*, Churchill, Lond.: 177-194 (1970).
- v. Baumgarten R., Green J. D. & Mancina M.: Slow waves in the olfactory bulb and their relation to unitary discharges. *Electroencephalog. Clin. Neurophysiol.* 14:621-634 (1962).
- Beuerman R. W.: Slow potentials of the turtle olfactory bulb in response to odor stimulation of the nose. *Brain Research* 97: 61-78 (1975).
- Beuerman R. W.: Slow potentials in the turtle olfactory bulb in response to odor stimulation of the nose and electrical stimulation of the olfactory nerve. *Brain Research* 128: 429-445 (1977).
- Bodznick D.: The relationship of the olfactory EEG evoked by naturally occurring stream waters to the homing behavior of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum). *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 52 A: 487-495 (1975).
- Cooper J. C. & Hasler A. D.: Electroencephalographic evidence for retention of olfactory cues in homing coho salmon. *Science, N. Y.* 183: 336-338 (1974).
- Døving K. B.: Studies of the relation between the frog's electro-olfactogram (EOG) and single unit activity in the olfactory bulb. *Acta Physiol. Scand.* 60: 150-163 (1964).
- Døving K. B.: The influence of olfactory stimuli upon the activity of secondary neurones in the burbot (*Lota lota* L.). *Acta Physiol. Scand.* 66: 290-299 (1966 a).

- Døving K. B. & Belghaug R.: Frequency of induced waves in the olfactory bulb in char (*Salmo alpinus* L.), a temperature dependence. *Comp. Biochem. Physiol.* 56 A: 577-579 (1977).
- Døving K. B., Enger P. S. & Nordeng H.: Electrophysiological studies on the olfactory sense in char (*Salmo alpinus* L.). *Comp. Biochem. Physiol.* 45 A: 21-24 (1973).
- Døving K. B. & Hyvärinen J.: Afferent and efferent influences of the activity pattern of single olfactory neurones. *Acta Physiol. Scand.* 75: 111-123 (1969).
- Døving K. B. & Selset R.: Behavior patterns in cod released by electrical stimulation of olfactory tract bundles. *Science*, Vol. 207: 559-560 (1980).
- Engler Ute & Bruckmoser P.: Histologische Untersuchungen am Bulbus olfactorius des Zergwelses *Ictalurus nebulosus* (in Vorb.)
- Freeman W. J.: Average transmission distance from mitral-tufted to granule cells in olfactory bulb. *Electroencephalog. Clin. Neurophysiol.* 36: 609-618 (1974).
- Guselnikova K. G. & Guselnikov V. I.: Electrophysiology of vertebrate olfactory analyzer. Moscow, University Press, Moscow: 168-180 (1975).
- Hahn W. E.: Electroencephalography of the olfactory bulb in relation to prespawn homing. *Experientia* 32: 1095-1097 (1976).
- Hara T. J.: Electrophysiological studies of the olfactory system in the goldfish, *Carassius auratus* L.- III. Effects of sex hormones on olfactory activity. *Comp. Biochem. Physiol.* 22: 209-225 (1967).
- Hara T. J.: Electrical responses of the olfactory bulb of Pacific Salmon *Oncorhynchus nerka* and *Oncorhynchus kisutch*. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 29: 1351-1355 (1972).
- Hara T. J.: Olfactory responses to amino acids in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Comp. Biochem. Physiol.* 44 A: 407-416 (1973).
- Hara T. J., Freese M. & Scott K. R.: Spectral analysis of olfactory bulbar responses in rainbow trout. *Jap. J. Physiol.* 23: 325-333 (1973).
- Hara T. J. & Gorbman A.: Electrophysiological studies of the olfactory system of the goldfish, *Carassius auratus* L., modification of the electrical activity of the olfactory bulb by other central nervous structures. *Comp. Biochem. Physiol.* 21: 185-200 (1967).

- Hara T. J., Law Y. M. Carolina & Hobden B. R.: Comparison of the olfactory response to amino acids in rainbow trout, brook trout, and whitefish. *Comp. Biochem. Physiol.* 45 A: 969-977 (1973).
- Hara T. J. & MacDonald S.: Olfactory responses to skin mucous substances in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Comp. Biochem. Physiol.* 54 A: 41-44 (1976).
- Hara T. J., Ueda K. & Gorbman A.: Electroencephalographic studies of homing salmon. *Science N. Y.* 149: 884-885 (1965).
- Herbert Pamela & Atema J.: Olfactory discrimination of male and female conspecifics in the bullhead catfish *Ictalurus nebulosus*. *Biol. Bull.* 153: 429 (1977).
- Hernandes-Peon R., Lavin A. Alcocer-Cuaron C. & Marcelin I. P.: Electrical activity in the olfactory bulb during wakefulness and sleep. *Electroencephalog. Clin. Neurophysiol.* 12: 41-58 (1960).
- Ichikawa M.: Fine structure of the olfactory bulb in the goldfish, *Carassius auratus*, *Brain Research* 115: 43-56 (1976).
- Kaji S., Satou M., Kudo Y., Ueda K. & Gorbman A.: Spectral analysis of olfactory responses of adult spawning chum salmon (*Oncorhynchus keta*) to stream waters. *Comp. Biochem. Physiol.* 51 A: 711-716 (1975).
- Kauer J. S.: Response patterns of amphibian olfactory bulb neurons to odor stimulation. *J. Physiol.* 243: 695-715 (1974).
- Kauer J. S.: Odor processing mechanism in the salamander olfactory bulb. *Olfaction & Taste VI*: 125-133, Paris (1977).
- Kudo Y., Satou M., Kaji S. & Ueda K.: Frequency analysis of olfactory response in fish by bandpass filters. *J. of the Faculty of Science Univ. of Tokyo, Sec. IV, Vol. 12, Nr. 3*: 365-383 (1972).
- MacLeod N. K.: Spontaneous activity of single neurons in the olfactory bulb of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and its modulation by olfactory stimulation with amino acids. *Exp. Brain Res.* 25: 267-278 (1976).
- Mancia M., v. Baumgarten R. & Green J. D.: Response patterns of olfactory bulb neurons. *Arch. Ital. Biol.* 100: 449-462 (1962 a).
- Mathews D. F.: Response patterns of single neurons in the toro olfactory epithelium and olfactory bulb. *J. Gen. Physiol.* 60: 166-180 (1972 a).

- Mathews D. F.: Response patterns of single units in the olfactory bulb of the rat to odor. *Brain Research* 47: 389-400 (1972 b).
- Meredith M. & Moulton D. G.: Patterned response to odor in single neurones of goldfish olfactory bulb: influence of odor quality and other stimulus parameters. *J. Gen. Physiol.* 71: 615-643 (1978).
- Nanba R., Djahanparwar B. & v. Baumgarten R.: Erregungsmuster einzelner Fasern des Tractus olfactorius lateralis des Fisches bei Reizung mit verschiedenen Geruchsstoffen. *Pflügers Archiv* 288: 134-150 (1966).
- Oshima K. & Gorbman A.: Olfactory responses in the forebrain of goldfish and their modification by thyroxine treatment. *Gen. Comp. Endocrinol.* 7: 398-409 (1966).
- Oshima K., Hashiai G., Tarby T. & Gorbman A.: Electroencephalographic studies on homing mechanisms in sea water chum salmon. In *Status of the U. S. Japan Co-operative Science Program 1969-72. An Experimental Study of Homing Behavior of Chum Salmon*, R. Sato, Principle Investigator (1973).
- Ottoson D.: Studies on slow potentials in the rabbit's olfactory bulb and nasal mucosa. *Acta Physiol. Scand.* 47: 136-148 (1959).
- Rall W. & Shepherd G. M.: Theoretical reconstruction of field potentials and dendrodendritic synaptic interactions in olfactory bulb. *J. Neurophysiol.* 31: 884-915 (1968).
- Rathert P. & Poser W.: *Gewebeklebstoffe in der Medizin*. Wilhelm Goldmann Verl. München (1972).
- Richards J. S.: Caudal neurosecretory systems: Possible role in pheromone production. *J. of Exp. Zool.* 187: 405-408 (1974).
- Satou M.: Electrophysiological study of the olfactory system in fish. I. Bulbar responses with special reference to adaptation in the carp, *Cyprinus carpio* L. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sec. IV*, 12: 183-218 (1971).
- Satou M.: Electrical responses at various levels of the olfactory pathway in hime salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Jap. J. Physiol.* 24: 389-402 (1974).
- Satou M. & Ueda K.: Spectral analysis of olfactory responses to amino acids in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Comp. Biochem. Physiol.* 52 A: 359-365 (1975).
- Satou M. & Ueda K.: Synchronized rhythmic discharges of the secondary neurons in carp. *Brain Research* 158: 313-329 (1978).

- Schwartz P.: Beiträge zur Steuerung der Bursttätigkeit des Bulbus olfactorius. Acta Biol. Med. Germ. Bd. 25: 127-138 (1970).
- Shepherd G. M.: Synaptic organization of the mammalian olfactory bulb. Physiol. Rev. 52: 864-917 (1972).
- Spencer A. W.: The physiology of supraspinal neurons in mammals. Handbook of Sensory Physiology, Sec. 1, The Nervous System: 969-1021 (1977).
- Suzuki N. & Tucker D.: Amino acids as olfactory stimuli in freshwater catfish, *Ictalurus catus* (Linn.). Comp. Biochem. Physiol. 40 A: 399-404. (1971).
- Texas Instruments, Bedienungsanleitung für TI-51-III, Texas Instruments (1978).
- Todd J. H., Atema J. & Bardach J. E.: Chemical communication in social behavior of a fish, the yellow bullhead (*Ictalurus natalis*). Science 158: 672-673 (1967).
- Todd J. H.: The chemical language of fishes. Sci. Amer.: 98-108, May 1971.
- Ueda K., Hara T. J. & Gorbman A.: Electroencephalographic studies on olfactory discrimination in adult spawning salmon. Comp. Biochem. Physiol. 21: 133-143 (1967).
- Ueda K., Hara T. J., Satou M. & Kajii S.: Electrophysiological studies of olfactory discrimination of natural waters by himé salmon, *Oncorhynchus nerka*. J. Fac. Sci. Tokyo Univ. Sec. IV, 12:167-182 (1871).
- Verlander J. M., Jr. & Huggins Sara E.: Computer analysis of the electroencephalographic activity of the caiman olfactory bulb. Electroencephalog. Clin. Neurophysiol. 42: 829-834 (1977).
- Wieser Rosmarie: Neurophysiologische und histologische Untersuchungen an Bulbus und Tractus olfactorius des Zwergwelses *Ictalurus nebulosus* unter Einsatz von elektrischen Reizen und pheromonhaltigem Duftwasser von Artgenossen. Diss. Univ. München (1979).
- Wilcoxon F. & Wilcox Roberta A.: Some rapid approximate statistical procedures. Lederle Laboratories, a Division of American Cyanamid Company Pearl River, New York (1964).
- Zippel H. P. & Breipohl W.: Functions of the olfactory system in the goldfish (*Carassius auratus*). Olfaction and Taste V (eds. D. A. Denton & J. P. Coghlan) New York Academic Press: 163-167 (1975).

L E B E N S L A U F

Am 11. 4. 1946 wurde ich als Sohn des damaligen Polizeibeamten Franz Xaver Wieser und seiner Ehefrau Antonie Wieser, geb. Bauer, in Dobl, Landkreis Passau, geboren.

Von Sept. 1952 bis Juli 1957 besuchte ich die Volksschule in Markt Schwaben, von Sept. 1957 bis März 1962 das math.-nat.wiss. Gymnasium in Erding, von März 1962 bis Juli 1966 das math.-nat. wiss. Gymnasium in Grafing. Dort legte ich 1966 das Abitur ab.

Von Okt. 1966 bis Sept. 1968 leistete ich meinen Wehrdienst als Zeitsoldat bei den Gebirgs-Panzerpionieren ab. Mein letzter Dienstgrad ist Leutnant d. Res.

Von WS 1968/69 bis zum WS 1972/73 studierte ich an der Technischen Universität in München Chemie und Botanik und an der Ludwigs-Maximilians-Universität in München Zoologie. Im Frühjahr 1973 legte ich mein wissenschaftliches Staatsexamen in Chemie und Biologie ab. Im Juni 1973 heiratete ich.

Von Juni 1973 bis Mai 1976 war ich wissenschaftlicher Mitarbeiter in der Arbeitsgruppe für vergleichende Gehirnphysiologie bei Herrn Prof. Dr. P. Bruckmoser am Zoologischen Institut der Universität München. Von Sept. 1973 bis Dez. 1973 nahm ich an einem Forschungsaufenthalt von Herrn Prof. Dr. P. Bruckmoser an der Stazione zoologica in Neapel teil. Meine Aufgabe bestand vor allem in der Herstellung und Untersuchung histologischer Präparate von Hai- und Rochengehirnen. Von Jan. 1974 bis Sept. 1976 führte ich die Experimente für meine Promotionsarbeit am Zoologischen Institut der Universität München durch. Während dieser Zeit wie auch während meines Studiums war ich als Hilfsassistent bei mehreren Kursen und Exkursionen am Zoologischen Institut tätig.

Von Sept. 1976 bis Aug. 1978 war ich Studienreferendar (Lehramt am Gymnasium in Chemie und Biologie) an der Seminarschule in Freising. Meinen Zweigschuleinsatz verbrachte ich am Gymnasium in Erding von Febr. 1977 bis Febr. 1978. Im Sommer 1978 legte ich mein pädagogisches Staatsexamen ab.

Seit Sept. 1978 bin ich Lehrer am St. Anna Gymnasium in München. Im Nov. 1980 wurde mein Sohn Wolfgang geboren.

